Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät

der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Karl Klein

aus Wahlschied (Saar)

Marburg 1933

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1934

Über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät

der Philipps-Universität zu Marburg

vorgelegt von

Karl Klein

aus Wahlschied (Saar)

Marburg 1933

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1934

Als Dissertation angenommen am 26. März 1933
Berichterstatter: Prof. Dr. F. Alverdes
Tag der mündlichen Prüfung: 22. März 1933

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Dissertation erscheint auch in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“
Abteilung A. Band 145, Seite 1—38. 1934
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig

Meinen lieben Eltern

Inhalt.

A. Einleitung S. 1. — B. *Chelifer cancroides* S. 2. — I. Vorbemerkungen S. 2. — II. Bau und Stellung der Augen S. 4. — III. Versuche im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung S. 4. — IV. Versuche bei horizontaler Beleuchtung S. 8. — 1. Einlichtversuch S. 8. — 2. Zwei- und Dreilichtversuch S. 11. — V. Versuche mit monochromatischem Licht S. 13. — C. *Lithobius forficatus* L., *Julus sabulosus* L., *Cylindroiulus teutonicus* Poc. und *Forficula auricularia* L. S. 16. — I. Vorbemerkungen S. 16. — II. Schwarzschirmversuche S. 20. — III. Einlicht-Einschirmversuch S. 29. — IV. Graustufenversuche S. 32. — D. Positive Skototaxis und Bau des Auges S. 34. — E. Zusammenfassung S. 36. — F. Literatur S. 38.

A. Einleitung.

Bohn (1905), v. Buddenbrock (1919), Bierens de Haan (1921) und Ameln (1930) hatten festgestellt, daß gewisse photonegative Tiere, und zwar *Littorina*, *Helix* und *Nereis*, sich bei ihrer Orientierung im Raume zu dunklen Flächen hinbegeben. Dieser Tatsache schenkte man zunächst jedoch weiter keine besondere Beachtung, wohl in der Voraussetzung, daß das Licht es sei, das die Tiere zu jenen dunklen Flächen hin dirigiere. Doch konnten Alverdes (1930), Dietrich (1930) und A. E. Meyer (1932) an verschiedenen anderen Objekten zeigen, daß in solchen Fällen nicht die Reizwirkung des Lichtes, sondern die der dunklen Fläche selbst das Maßgebende für die Tiere ist. Nach einem Vorschlag von Alverdes bezeichnete Dietrich die Lokomotion photonegativer Tiere zu einer dunklen Fläche als positive Skototaxis. Die folgenden Untersuchungen über die Helligkeitsreaktionen einiger Arthropoden sollen vor allem unsere Kenntnis über diese letztere erweitern.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Fr. Alverdes, danke ich nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für sein ständiges Interesse und seine wertvollen Ratschläge bei ihrer Ausführung.

B. Chelifer cancroides L.

I. Vorbemerkungen.

Die Bücherskorpione wurden in Taubenschlägen gesammelt, wo sie in Ritzen und Spalten, unter Brettern und trockenen Kotstücken, d. h. überall dort leben, wo sich ihnen möglichst große Dunkelheit bietet. Besonders bevorzugt waren Holzkästchen, in denen die Nester der Tauben untergebracht waren; denn gerade dort findet *Chelifer* die zur Nahrung dienenden Milben in reichstem Maße.

In der Gefangenschaft hielt ich die Tiere einzeln in kreisrunden Glasgefäßen von 6 cm Durchmesser und 2 cm Höhe, die mit einem Glasdeckel verschlossen waren. Diese Behälter wurden mit Kiefernrindenstückchen angefüllt, unter denen sich die Bücherskorpione verbergen konnten. Als Futter erhielten sie Vogelmilben (*Dermanyssus avium* Dug.), die ich in Hühnerställen und Vogelbauern sammelte. Wasser wurde nicht gegeben, da die Milbennahrung den Tieren die nötige Flüssigkeitsmenge lieferte. Auf diese Weise konnten die Bücherskorpione monatelang am Leben erhalten werden. An den Rindenstückchen oder zwischen diesen und der Gefäßwand bauten sie ihre Nester. Die Weibchen trieben sogar Brutpflege, so daß sehr oft junge Tiere zu beobachten waren.

In der Literatur findet sich häufig die Angabe, daß *Chelifer cancroides* nach Art der Krebse und Krabben seitlich oder rückwärts laufe. Beim Fangen der Tiere waren diese Laufarten selten zu beobachten. Geschahen sie aber gelegentlich, so reichten sie immer nur eine kurze Strecke weit, im Höchstfall etwa 5—9 cm. In der Regel aber liefen die Bücherskorpione mit dem Kopfe voran in Richtung der Medianlinie des Körpers.

Diese Beobachtungen veranlaßten mich, genauere Feststellungen über die Lokomotionsformen von *Chelifer* zu machen. Alle im folgenden beschriebenen Versuche führte ich im verdunkelten Laboratorium aus; jedes Tier wurde einzeln untersucht. Zunächst experimentierte ich bei so schwachem rotem Oberlicht, daß die Versuchstiere gerade eben noch zu erkennen waren. Auf diese Weise suchte ich die Beleuchtungsverhältnisse für die im Dunkel lebenden Tiere nicht allzu unnatürlich zu gestalten. Als Versuchsfeld diente ein quadratisches, mit glattem, weißem Zeichenpapier bespanntes Reißbrett von 70 cm Kantenlänge.

Das zu beobachtende Tier brachte ich auf der Versuchsfläche zunächst unter eine kleine lichtdichte Schale. Wurde dieselbe nach einigen Minuten vorsichtig aufgehoben, so war das Tier meist in Ruhe. Nach einer mehr oder weniger langen Zeit begann der Bücherskorpion seinen Lauf, den er stets mit einem Abtasten seiner Umgebung einleitete. Diese Lokomotion erfolgte nach vorwärts in der Medianlinie des Körpers. Seitwärts- und Rückwärtsläufe wurden bei dieser Versuchsanordnung nicht beobachtet. Ebenso verhielt sich *Chelifer* auch bei sehr schwachem weißem Oberlicht, das keine größere Helligkeit lieferte als die rote Beleuchtung.

Brannte aber in 1 m Höhe über dem Versuchsfeld eine 60-Watt-Glühbirne, so führten die Tiere nach Aufheben der lichtdichten Schale sehr häufig beschleunigte, und zwar seitwärts, rückwärts oder schräg rückwärts verlaufende Bewegungen aus. Waren die Tiere erst einige Minuten der hellen Beleuchtung ausgesetzt, dann verloren sich diese Bewegungen mehr und mehr, verschwanden schließlich ganz und machten dem normalen Vorwärtslauf Platz. Schräg nach vorwärts gerichtete Lokomotionen traten äußerst selten auf, sie erfolgten gelegentlich, wenn ein Tier mit einer Pedipalpe an eine Unebenheit der Versuchsfläche anstieß. Schräg vorwärts oder schräg rückwärts konnten sich die Tiere in jeder beliebigen Richtung zur Medianebene des Körpers bewegen. Die rückwärts oder schräg verlaufenden Lokomotionen besaßen höchstens eine Länge von 9 cm, die seitwärts führenden eine solche von 4—5 cm; alle solche Bewegungen machten bald dem normalen Vorwärtsschreiten Platz. Bei dieser Gelegenheit konnten sich die Tiere drehen oder die bereits vorhandene Körperrichtung beibehalten.

Wurde ein Bücherskorpion an irgendeiner Körperstelle mit einem feinen Haarpinsel berührt, so wandte er demselben stets die Pedipalpen, also die Vorderseite zu und floh rückwärts oder schräg rückwärts. Seitwärtsbewegungen wurden selten, schräg vorwärts verlaufende Bewegungen nie beobachtet. Auch hier wurden diese Bewegungen nur eine kleine Strecke weit ausgeführt, um dann stets von der normalen Lokomotion abgelöst zu werden. Die oben angegebenen Maße wurden dabei nicht überschritten.

Der Vorwärtslauf ist also die normale Lokomotion des Bücherskorpions. Nur bei dieser Fortbewegungsart können die Pedipalpen ihre Funktion als Tastsinnesapparat erfüllen. Vom Vorwärtslauf abweichende Bewegungen resultierten bei plötzlich auftretender großer Helligkeit und bei taktilen Reizen; sie sind daher als Schreck- oder Fluchtbewegungen zu deuten. Außerdem darf man sich vorstellen, daß die Rückwärtsbewegung den Bücherskorpionen das Verlassen enger Ritzen und Spalten gestattet, in denen ein Umdrehen unmöglich ist. Daß die von der Körpermedianen abweichenden Lokomotionen schneller geschehen als der normale Lauf, kann zu ihrer Charakterisierung als Fluchtbewegungen ebenfalls beitragen. Man darf diese Bewegungen mit dem Seitwärtsgang mancher Krebse (*Carcinus*, *Eupagurus* u. a.) nicht vergleichen; denn sie führen bei *Chelifer* stets nur über eine kurze Strecke.

II. Bau und Stellung der Augen.

Das Auge von *Chelifer cancroides* stellt ein primitives Gebilde dar, das im wesentlichen aus einer Linse und einer darunterliegenden Anhäufung von Glaskörper- und Retinazellen besteht. Tapetum und Pigment fehlen vollständig. Ihrem Aufbau nach können diese wenig ausgebildeten Augen höchstens Helligkeitsgrade wahrnehmen. Näher auf den Bau der Augen einzugehen, erübrigt sich infolge der eingehenden Untersuchungen SCHEURINGS (1913). Jedoch müssen Lage und Gesichtswinkel kurz besprochen werden.

Die beiden Augen liegen genau über der Ansatzstelle der Pedipalpen seitlich-dorsal am Kopfschild, so daß auch von oben kommende Lichtstrahlen noch perzipiert werden. Quer- und Horizontalschnitte durch die Augenregion ermöglichten mir eine Bestimmung des Gesichtswinkels. Das Material wurde nach CARNOY fixiert, gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach DELAFIELD. Die Krümmungsradien der Linse ergaben sich aus Messungen an den Schnitten. Die Glaskörperzellen wurden bei der Berechnung außer acht gelassen, da eine genaue Unterscheidung zwischen ihnen und den Retinazellen nicht möglich ist. Zur Ermittelung des Brechungsvermögens wurde die Linse freipräpariert. Nach Verbringung in Canadabalsam wurden Beugungserscheinungen nicht mehr beobachtet; das Brechungsvermögen der Linse ist also das gleiche wie das des Canadabalsams, nämlich etwa 1,54. Unter Zugrundelegung dieser Ergebnisse wurde der horizontale Sehwinkel an einem Schnitt bestimmt, der durch die Mitte des Auges führte. Seine Größe beträgt für jedes Auge etwa 140 °, und da sich die Sehwinkel der beiden Augen überschneiden, mißt das gesamte Blickfeld in der Horizontalen 260°. Entsprechend wurde auch der vertikale Sehwinkel berechnet; seine Größe beträgt für jedes Auge ebenfalls annähernd 140°. Aus der Lage der Augen und der Überschneidung der Sehwinkel ergibt sich für das vertikale Blickfeld eine Größe von etwa 240°.

III. Versuche im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung.

Über das Verhalten lichtperzipierender Arthropoden im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung liegen zahlreiche Untersuchungen vor. Als Laufspuren werden gerade Linien, regellose Bahnen und Spiralkurven angegeben, Laufarten, die alle oder aber nur zum Teil bei ein und derselben Tierart vorkommen sollen; ferner soll das Verhalten im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung entweder gleich oder aber verschieden sein.

DIETRICH (1930), URBAN (1931) und A. E. MEYER (1932) zeigten, daß die von ihnen beobachteten Tiere sich im Dunkeln genau so verhalten wie bei diffuser Oberbeleuchtung. Dasselbe gilt — von gewissen Unterschieden abgesehen — auch für *Chelifer cancroides*.

a) Im intakten Zustand.

Das Versuchsfeld war bei völliger Dunkelheit das gleiche, wie es oben S. 2 beschrieben wurde. Ein Aufzeichnen der Laufspur durch das Versuchstier mittels der Rußpapiermethode kam nicht in Frage, da die Rußpartikelchen sich an den Tarsen festsetzten und so ein einwandfreies Laufen unmöglich machten. Daher wurde folgende Methode angewandt: Am hinteren Teil des Abdomens war ein wenig Leuchtmasse (Toran, Leuchtstufe 10) so angeklebt, daß sie wohl vom Beobachter, nicht aber vom Versuchstier gesehen werden konnte. Der zum Nachziehen der Laufbahnen benutzte Bleistift trug an seinem unteren Ende ebenfalls etwas Leuchtmasse, die dem Bücherskorpion durch Anbringen eines Papierschirmchens unsichtbar blieb. Beim Nachziehen der Laufspur wurde zwischen Tier und Bleistiftspitze stets ein Abstand von etwa 5 cm eingehalten. Diese Protokollierungsmethode hatte keinen Einfluß auf das Verhalten des Tieres.

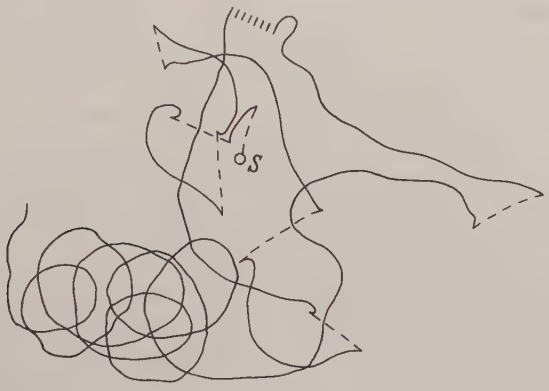

Abb. 1. Laufspur von *Chelifer cancr.* bei diffusem Oberlicht. Das Tier führte mehrere Male Schreckbewegungen aus, ehe es zum Spirallauf überging. ---- Rückwärtsbewegung, |||| Seitwärtsbewegung, *S* Startort.

Neben vollständig regellosen Bahnen findet sich sehr häufig die Tendenz zum Abweichen nach einer bestimmten Seite, so daß Spiralkurven entstehen. Im Dunkeln läuft der Bücherskorpion stets mit der Kopfseite voran. Seitwärts, rückwärts und schräg rückwärts erfolgende Lokomotionen wurden niemals beobachtet.

Bei Oberbeleuchtung diente eine Arena aus weißem Zeichenkarton von 100 cm Durchmesser und 25 cm Wandhöhe als Versuchsfeld. In ihr fehlten für das Versuchstier jegliche Anhaltspunkte zur optischen oder thigmotaktischen Orientierung. Beleuchtet wurde mit drei Glühbirnen von je 200 Watt, die in 100 cm Höhe über der Arena angebracht waren. Ein weißer Pergamentpapierschirm von 120 cm Durchmesser war zwischen Lampen und Versuchsfeld in 65 cm Höhe eingeschaltet, um eine diffuse Verteilung des Lichtes zu bewirken. Diese Anordnung erzeugte an jeder Stelle des Versuchsfeldes praktisch gleiche Helligkeit. Die Bodenfläche der Arena war durch schwach gelbe Linien in Quadrate von 6 cm Seitenlänge eingeteilt, um eine Protokollierung der Laufspuren

zu erleichtern (Methode siehe A. E. Meyer 1932, S. 260). Vor Beginn des Versuchs wurden die Bücherskorpione auf der Versuchsfläche etwa 3 Minuten lang mit einer lichtdichten Schale überdeckt.

Die bei Oberbeleuchtung gewonnenen Laufspuren stimmen im großen und ganzen mit den bei völliger Dunkelheit beobachteten überein. Ein Unterschied besteht darin, daß der Lauf anfänglich beschleunigt ist und daß zunächst häufige Schreckbewegungen auftreten; bald aber geht das Tier zur normalen Vorwärtslokomotion über (Abb. 1).

Daß die im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung beobachteten Laufspuren im wesentlichen übereinstimmten, findet seine Erklärung darin, daß in beiden Fällen dem Tier infolge der optischen Homogenität der Umgebung eine Orientierung unmöglich gemacht ist. Helligkeit als solche vermag bei *Chelifer* keine gerichteten Läufe zu erzielen, sie wirkt im Unterschied zur Dunkelheit lediglich erregend und kann so Schreckreaktionen oder eine Laufbeschleunigung hervorrufen.

b) Nach einseitiger Blendung.

Nach Narkotisierung der Tiere vermittels Äthers geschah die Blendung unter dem Binokular durch Anlegung einer Blendkappe aus Asphaltlack. Die Narkose hatte keine nachteiligen Wirkungen. Nach jeder Versuchsreihe wurde die Blendkappe mit einer feinen Stahlnadel abgestoßen und unter dem Mikroskop auf Vollständigkeit und Lichtundurchlässigkeit geprüft.

Im Dunkeln war kein Unterschied im Verhalten einseitig geblendeter und intakter Tiere festzustellen. Bei Oberbeleuchtung war während des Vorwärtslaufs stets eine Abweichung nach der geblendeten Seite zu konstatieren. Seitwärts-, Rückwärts- und Schrägbewegungen konnten gelegentlich auftreten, waren aber nicht so häufig wie bei intakten Tieren und standen insofern unter dem Einfluß der Blendung, als nie Bewegungen zur intakten Seite hin vorkamen.

Die durch einseitige Blendung hervorgerufenen Spiralkurven deute ich mit v. Buddenbrock (1931) in dem Sinne, daß dem Tiere ein auf der geblendeten Seite dunkler, auf der intakten Seite heller Raum »vorgetäuscht« war; in der Ausdrucksweise von Alverdes war das Tier also über die Gegebenheiten der äußeren Reizsituation »intrazentral desorientiert«.

Beidseitig geblendete Tiere verhielten sich bei Oberlicht wie intakte Tiere im Dunkeln.

c) Nach Verkürzung oder Entfernung von Extremitäten und nach Eingriffen an Photo- und Tangoreceptoren.

Intakte Tiere laufen im Dunkeln und bei diffuser Oberbeleuchtung in regellosen Bahnen und Spiralkurven. Urban (1931) beobachtete

bei Bienen das gleiche Verhalten und macht »intrazentrale Vorgänge« dafür verantwortlich. Infolge der kurzen Lebensdauer isolierter Bienen war ihm die Beobachtung ein und desselben Tieres über Tage hinaus unmöglich. Mein Ziel war, bei *Chelifer* das Zustandekommen der Spiralkurven weiter zu analysieren, einmal durch eine längere Beobachtung des Einzeltieres, sodann durch die Vornahme von Eingriffen an Effektoren und Receptoren. Operationen am Zentralnervensystem ließen sich wegen der Kleinheit der Tiere nicht ausführen.

Als Versuchstiere wurden 20 Bücherskorpione ausgewählt, die bei Oberbeleuchtung Spiralkurven teils nach rechts, teils nach links liefen. Aus einer zweiwöchigen, täglich zweimal vorgenommenen Beobachtung ergab sich folgendes Resultat: Die Tiere behielten während einer Reihe von Läufen die Tendenz zum Abweichen nach einer bestimmten Seite bei. Nach etwa 4—15 Läufen, d. h. nach 2—7 Tagen, trat eine Änderung ein. Es resultierten Spiralkurven nach der entgegengesetzten Seite oder regellose Bahnen. Während ein und desselben Versuches konnte nie eine Änderung der Lauftendenz beobachtet werden. Eine asymmetrische Ausbildung des lokomotorischen Apparats kann das Zustandekommen der Spiralläufe nicht bewirken, da sonst die Tendenz zum Abweichen stets an eine bestimmte Körperseite gebunden wäre; sie können nur auf folgende Weise durch »intrazentrale Vorgänge« erklärt werden. Beim Spirallauf werden den Extremitäten der rechten und linken Körperseite differente zentralnervöse Impulse zugeleitet; solange letztere in ihrem Verhältnis zueinander einigermaßen konstant bleiben, ist auch die Tendenz zum Abweichen nach einer bestimmten Seite gewahrt. Beim regellosen Lauf dagegen sind die Dosierungen der zentralnervösen Impulse, die den Extremitäten der beiden Körperseiten zufließen, in ihrem Verhältnis zueinander wechselnd inkonstant, und hieraus ergibt sich eine dauernde Änderung der Laufrichtung.

Um festzustellen, wie weit die regellosen und spiraligen Läufe durch äußere Eingriffe zu beeinflussen seien, führte ich einseitige Blendung, Entfernung einer Pedipalpe und folgende Operationen an den Beinen einer Körperseite aus:

1. Vollständige Entfernung eines beliebigen Beines.
2. Gleichzeitige Entfernung des ersten und vierten Beines.
3. Entfernung aller Tarsen.

Diese Eingriffe wurden zunächst an solchen Tieren ausgeführt, die vorher regellose Laufspuren gezeigt hatten. Einseitige Blendung oder Entfernung aller Tarsen bewirkte Spiralläufe zur operierten, Entfernung einer Pedipalpe Spiralläufe zur intakten Seite. Die Ampu-

tation eines beliebigen Beines oder des ersten und vierten Beines zugleich konnte gelegentlich Spiralen zur operierten Seite bewirken, doch wurden diese Eingriffe in der Mehrzahl aller Fälle von den Tieren kompensiert, so daß keine Änderung der ursprünglichen Lauftendenz eintrat. In einer weiteren Versuchsreihe wurde nur mit solchen Bücherskorpionen gearbeitet, die vorher Spiralen gelaufen waren. Durch eine rechtsseitige Blendung oder durch die rechtsseitige Entfernung aller Tarsen wurde eine Linksspirale stets in eine Rechtsspirale verwandelt. Den entsprechenden Einfluß hatte auch die Entfernung einer Pedipalpe; hier erfolgte immer eine Umkehr der Spiralen in solche zur intakten Seite, woselbst sich also noch eine Pedipalpe befand. Die anderen Eingriffe bewirkten nur in den seltensten Fällen eine Umkehr der Lauftendenz. Ein durch die Entfernung einer Pedipalpe hervorgerufener Spirallauf erfuhr durch die Blendung des an der operierten Seite gelegenen Auges keine Änderung. Hieraus muß man schließen, daß der Tastsinn für die Orientierung wichtiger als der Lichtsinn ist.

IV. Versuche bei horizontaler Beleuchtung.

Als Versuchsfeld diente ein mit weißem Zeichenpapier bespanntes Reißbrett von 70 × 100 cm Kantenlänge, das von 50 cm hohen schwarzen Papierschirmen umgeben war. Die Protokollierung erfolgte wiederum nach der von A. E. Meyer angegebenen Methode (siehe S. 6).

1. Einlichtversuch.

a) Im intakten Zustand.

Das Licht einer Stabtaschenlampe, die in 15 cm Entfernung vom Startort auf dem Versuchsfeld befestigt war, genügte, um bei *Chelifer* negative Phototaxis zu erzielen. Diese Lampe wurde nacheinander durch Glühbirnen von 25, 40 und 60 Watt ersetzt. Die Laufspuren werden durch das Licht deutlich beeinflußt, doch stehen sie nicht in gesetzmäßiger Beziehung zur Richtung der Lichtstrahlen. Eine Erklärung im Sinne der Tropismentheorie oder Tropotaxislehre ist somit unmöglich. Als Regel läßt sich angeben, daß die Tiere das Licht ziemlich geradlinig fliehen, dabei aber von der Geraden, die durch den Lampenmittelpunkt und den Startort geht, nach rechts und links um einen Winkel abzuweichen vermögen, der je 70° beträgt. Laufspuren, die diesen Winkel überschritten, waren äußerst selten. Bei 250 beobachteten Läufen geschah es zweimal. Ein Unterschied ergab sich bei den unter Anwendung der verschiedenen Lichtstärken protokollierten Bahnen nur darin, daß bei größerer Lichtintensität die Schreckbewegungen häufiger waren.

Während ihres Laufes vermögen die Tiere die zunächst eingeschlagene Richtung zu ändern, jedoch nur in dem Sinne, daß stets eine auf das Licht bezogene Flucht vorliegt. Beim Aufheben der lichtdichten Schale vermochten die Tiere die verschiedensten Stellungen zum Licht einzunehmen, und entsprechend variierten die Anfangsstrecken der Laufspuren. Jedoch besitzt die Anfangsstellung der Tiere weder für die auftretenden Schreckbewegungen noch für den weiteren Verlauf der Spuren irgendwelche Bedeutung. Gelegentlich konnte sogar eine Schreckbewegung in Richtung der Lampe erfolgen, ein Zeichen dafür, daß sie keine orientierte Bewegung ist.

In einer weiteren Versuchsreihe experimentierte ich mit 25 Tieren, die ich 12 Stunden lang dem Tageslicht und danach 12 Stunden lang einer künstlichen Beleuchtung ausgesetzt hatte. Hierbei befanden sich die Tiere in einer Glasschale von 12 cm Durchmesser und 6 cm Höhe, die außen mit weißem Papier beklebt war. Zur künstlichen Beleuchtung verwandte ich eine 75-Watt-Glühbirne, die in 35 cm Höhe über dem Tierbehälter brannte. Zwischen diesem und der Lampe war ein Gefäß mit Wasser angebracht, um eine Beeinflussung der Tiere durch die Wärmestrahlung zu verhindern.

Die so herbeigeführte Helladaptation vermochte in keiner Weise das Verhalten der Tiere zu beeinflussen. Ebensowenig änderte sich dasselbe bei Tieren, die ich längere Zeit, und zwar oft bis zu 8 Tagen, völliger Dunkelheit ausgesetzt hatte.

b) Nach einseitiger Blendung.

Die Methode der Blendung ist bereits oben S. 6 beschrieben worden. Die Versuchsanordnung war dieselbe wie im Einlichtversuch mit intakten Tieren. Als Lichtquelle wurde jedoch nur eine 40-Watt-Glühbirne benutzt.

Auch einseitig geblendete Tiere fliehen die Lichtquelle, doch zeigen ihre Spurbilder eine außerordentliche Mannigfaltigkeit. Die Laufbahnen sind im allgemeinen nicht mehr so gestreckt wie die intakter Tiere. Meist ergaben sich Bogenläufe zur geblendeten Seite. Gerade Bahnen, Bogenläufe zur intakten Seite und Spiralkurven zur geblendeten Seite wurden viel seltener ausgeführt, auch die Schreckbewegungen traten viel weniger häufig auf. Die dem Tiere einseitig »vorgetäuschte« Dunkelheit scheint eine Beruhigung herbeigeführt zu haben. Von intakten Bücherskorpionen begannen 78%, von geblendeten dagegen nur noch 8% ihren Lauf mit einer Schreckbewegung.

Abb. 2 zeigt Spurbilder von acht linksseitig geblendeten Tieren. Besonders hinweisen möchte ich auf die Laufspuren *d*, *e* und *g*. Im Spurbild *d* wechseln annähernd geradlinige Laufstrecken mit Schleifen, die das nach der geblendeten Seite abgeirrte Tier wieder in die ursprüngliche

Fluchtrichtung zurückbringen. Es handelt sich hier um »Korrekturschleifen« (URBAN). Dieselben wurden auch in Spur *g* ausgeführt, doch sind sie hier viel zahlreicher, so daß annähernd geradlinige Laufstrecken fehlen. Die Bahn als Ganzes stellt aber eine Flucht vom Lichte fort dar. In Spur *e* bewegte sich das betreffende Tier zunächst ziemlich geradlinig von der Lichtquelle fort, um aber später, durch die Blendung beeinflußt, zur linken Seite abzuirren. Hierbei geriet sein intaktes Auge in den Bereich der Lichtstrahlen, was eine heftige Schreckbewegung hervorrief, die das Tier im Rückwärtslauf eine Strecke weit vom Lichte fortführte. Alsdann machte das Tier eine Wendung vom Lichte fort und lief ein Stück geradeaus, um bald aber erneut zur geblendeten Seite abzuirren, woraufhin sich der geschilderte Vorgang wiederholte.

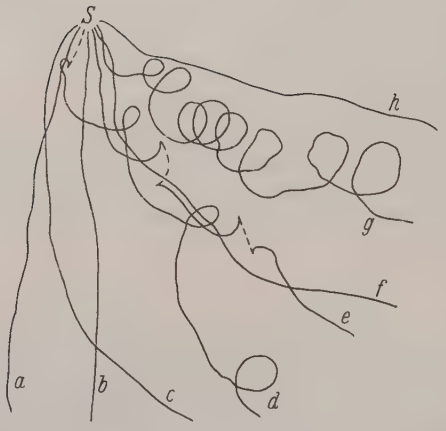

Abb. 2. Laufspuren eines linksseitig geblendeten *Chelifer cancr.* im Einlichtversuch.

c) Nach Verkürzung oder Entfernung von Extremitäten und Eingriffen an den Photo- und Tangoreceptoren.

Die Versuchsanordnung war dieselbe wie in der vorhergegangenen Versuchsreihe. Die Art der einzelnen Eingriffe ist bereits S. 7 angegeben.

Die Entfernung eines beliebigen Beines oder die gleichzeitige des ersten und vierten Beines veränderte die Spurbilder in keiner Weise.

Dagegen bewirkte die einseitige Amputation aller Tarsen ein starkes Abweichen zur operierten Seite, wobei es gleichgültig war, ob die Tiere vorher Spiralkurven oder regellose Bahnen gelaufen waren. Diesen Eingriff, der eine Schräglage des Körpers bedingte, vermochte das Tier nicht mehr »intrazentral auszugleichen«; auf Grund der verschiedenen Hebelwirkung besaßen die intakten Extremitäten gegenüber den verkürzten ein entscheidendes funktionelles Übergewicht. Nur unter Ausführung zahlreicher Spiralen bewegten sich die Tiere allmählich vom Lichte fort; solche Spuren ähnelten der in Abb. 2, *g* wiedergegebenen.

In optisch homogener Umgebung hatte die Amputation einer Pedipalpe stets einen Spirallauf zur intakten Seite zur Folge. Im Einlichtversuch, der dem Tier eine Orientierung ermöglichte, gelang es ihm meist, den einseitigen Verlust des Tastorgans zu kompensieren. Gelegentlich aber bewegten sich die Tiere unter Abweichung zur intakten Seite in Spiralläufen vom Lichte fort; in diesem Falle waren die Tiere also der Reizsituation gegenüber »intrazentral desorientiert«.

Ferner experimentierte ich mit Tieren, bei denen ich auf derselben Seite eine Blendung und eine Amputation der Pedipalpe vorgenommen hatte. Die Blendung besaß hier niemals einen Einfluß auf die Laufrichtung. Wurden Spiralen gelaufen, so traten sie stets nach derjenigen Seite auf, die noch die Pedipalpe besaß. Es dominierte dann also der Einfluß der vorhandenen Pedipalpe über den Einfluß einseitiger Blendung. Im allgemeinen aber flohen derartig behandelte Tiere die Lichtquelle ziemlich geradlinig; man darf vielleicht annehmen, daß wenigstens in manchen dieser Fälle die Einflüsse des sehenden Auges und der noch vorhandenen Pedipalpe miteinander interferierten.

2. Zwei- und Dreilichtversuch.

Der Startort befand sich in 20 cm Entfernung von zwei 40-Watt-Lampen, deren gegenseitiger Abstand 40 cm betrug. Lampen und Startort bildeten so ein gleichschenkliges Dreieck.

Die Laufspuren intakter Bücherskorpione nahmen etwa denselben Verlauf wie im Einlichtversuch, lediglich mit dem Unterschied, daß sie hier im allgemeinen von der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie der beiden Lampen nach rechts und links höchstens um 45° abwichen; nur bei drei unter insgesamt 200 Laufspuren war der betreffende Winkel noch größer. Die Laufspuren zeigen, daß die Tiere wiederum ausschließlich negativ phototaktisch reagieren. Zwar wird »der Reizort gemieden«, aber eine Erklärung der Laufspuren im Sinne der Tropismentheorie oder Tropotaxislehre ist hier ebensowenig möglich wie im Einlichtversuch.

Im Dreilichtversuch bildeten drei 40-Watt-Glühbirnen die Ecken eines gleichseitigen Dreiecks, in dessen Mitte der Startort lag. Die Entfernung desselben von den Lampen betrug 35 cm.

Entweder führten die Läufe annähernd geradlinig zwischen zwei Lampen hindurch; dabei blieben sie stets in einiger Entfernung von den betreffenden Lampen, ohne aber genau die Mitte zwischen beiden innehalten zu müssen. In anderen Fällen wurden Spiralkurven beobachtet, die zunächst in der Nähe des Startortes ausgeführt wurden, schließlich aber zwischen zwei Lampen hindurchführten; spätestens dann, wenn

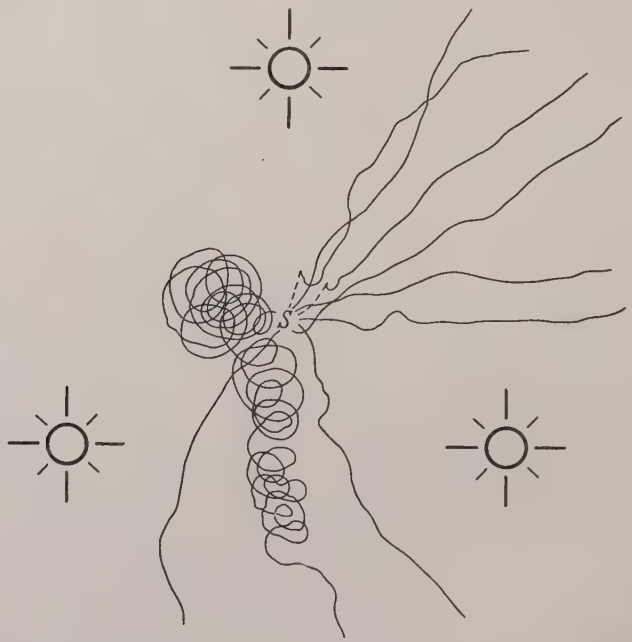

Abb. 3. Laufspuren von *Chelifer cancr.* im Dreilichtversuch.

das Tier die Verbindungslinie dieser Lampen überschritt, ging die Spiralbewegung in einen geradlinigen Lauf über. Es kam nie vor, daß ein Tier überhaupt nicht aus dem durch die drei Lampen gebildeten Dreieck hinausfand; doch dauerte dies gelegentlich bis zu 30 Minuten. Man könnte sich vorstellen, daß die Tiere im erstgenannten Falle, nämlich dann, wenn sie geradlinig zwischen zwei Lampen hindurchpassierten, sich nur nach der dritten Lampe orientierten, von der sie sich ja fortbewegten; die beiden anderen wurden ignoriert, sie waren »intrazentral ausgeschaltet«. Bei Ausführung von Spiralen dagegen beeinflußten alle drei Lampen die Laufbewegung. Verliefen schließlich die Spiralen zwischen zwei Lampen hindurch, so war der Einfluß der dritten der größte (vgl. Abb. 3).

Im Anschluß hieran unterwarf ich *Chelifer* bei diffusem Oberlicht einer Reihe von Schwarzschirmversuchen.

Zunächst verwandte ich in einer weißen Arena von 50 cm Durchmesser und 15 cm Wandhöhe vier schwarze Samtschirme von 10 cm Breite und 7 cm Höhe. Die Schirme waren so über Kreuz aufgestellt, daß jeder von ihnen von dem in der Mitte der Arena gelegenen Startort 20 cm entfernt war. In weiteren Versuchsserien verkürzte ich diese Entfernung zunächst auf 15 cm, dann auf 10 cm.

Bei diesen drei Versuchsanordnungen zählte ich annähernd 250 Laufspuren, die aber keine Beziehung zu den Schirmen erkennen ließen; sie hatten genau dasselbe Aussehen wie die in optisch homogener Umgebung bei diffusem Oberlicht gewonnenen Läufe (vgl. S. 6).

Nunmehr überklebte ich die Arenawand in Abständen von je 19,6 cm mit vier schwarzen Samtstücken von je 19,6 cm Breite und 15 cm Höhe. Die Samtflächen waren also wiederum über Kreuz angeordnet. Auch auf diese Weise ließ sich ein Einfluß der schwarzen Flächen nicht nachweisen. Zuletzt experimentierte ich mit den Tieren in einer Arena von 30 cm Durchmesser und 15 cm Höhe, deren eine Wandhälfte mit schwarzem Samt überklebt war. Auch in diesem Falle zeigten die Laufspuren keine Beziehung zu der schwarzen Fläche.

Die Tiere sind also nicht in der Lage, scharf abgegrenzte dunkle Flächen von einer helleren Umgebung zu unterscheiden, was sich aus der Primitivität ihrer Augen leicht verstehen läßt.

V. Versuche mit monochromatischem Licht.

Ferner suchte ich nachzuweisen, ob auch das Licht bestimmter Spektralbereiche einen Helligkeitswert für den Bücherskorpion besitzt. Zu diesem Zwecke wurden Versuche mit monochromatischem Licht unternommen. Für die Gewinnung desselben kommen vor allem zwei Möglichkeiten in Betracht: die Zerlegung des weißen Lichtes durch einen Monochromator und die Aussonderung bestimmter Spektralbereiche mittels Farbfiltern. Im Rahmen dieser Untersuchungen wurden beide Methoden verwandt und auch miteinander kombiniert.

Zunächst gelangte ein Monochromator zur Verwendung, wie er zur Beleuchtung von Mikroskopen gebräuchlich ist. Derselbe war von der Firma Leitz in Wetzlar zur Verfügung gestellt worden. Als Lichtquelle diente eine Bogenlampe. Da der Monochromator nur ein sehr schmales Lichtbündel lieferte, mußte eine Vorrichtung benutzt werden, die es erlaubte, die Tiere während ihres Laufes möglichst lange im Licht zu halten: Auf einem kleinen Drehtisch waren zwei Pappstreifen von 200 mm Länge und 2 mm Dicke so befestigt, daß sie einen 6 mm breiten Gang bildeten. Derselbe war mit schwarzem Papier ausgekleidet und mit einer Glasplatte zugedeckt. Der Bücherskorpion wurde in

die Mitte dieses Ganges gebracht und die Apparatur so gedreht, daß das Vorderende des Tieres lichtzugewandt war. Die Entfernung des Ganges vom Austrittsspalt des Monochromators betrug 10 cm. Die Tiere wurden in dem Lichte folgender Spektralbereiche beobachtet:

710—650 $\mu\mu$ (Rot)
650—590 $\mu\mu$ (Rot bis Orange)
580—520 $\mu\mu$ (Gelb bis Grün)
505—460 $\mu\mu$ (Grün bis Blau)
440—410 $\mu\mu$ (Indigo bis Violett).

Dabei ließ sich feststellen, daß *Chelifer* auf das Licht dieser Spektralbereiche photonegativ reagierte, denn meist resultierte eine heftige Schreckbewegung, worauf sich das Tier drehte und in Richtung der Lichtstrahlen floh. Gelegentlich konnten aber auch einige Tiere den Laufgang entgegen der Richtung der Lichtstrahlen verlassen. Diese Läufe dürfen aber nicht als photopositive gewertet werden. Der enge Gang bot den Bücherskorpionen die Gelegenheit, sich taktil zu orientieren, so daß möglicherweise die Tiere infolgedessen in einzelnen Fällen dem Lichtreiz gegenüber indifferent blieben. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Das Resultat dieser Tabelle wurde aus 150 Läufen für jeden Spektralbereich gewonnen. Es geht aus ihr hervor, daß die meisten dem Licht entgegengerichteten Läufe im roten und violetten Licht auftraten. Daraus läßt sich schließen, daß Rot und Violett einen geringeren Reizwert besitzen als Orange, Gelb, Grün und Blau.

Tabelle 1.

Läufe	710—650 $\mu\mu$ Rot	650—590 $\mu\mu$ Orange bis Gelb	580—520 $\mu\mu$ Gelb bis Grün	505—460 $\mu\mu$ Grün bis Blau	440—410 $\mu\mu$ Indigo bis Violett
in Richtung d. Lichtstrahlen	87 %	93 %	91 %	96 %	84 %
entgegen der Richtung der Lichtstrahlen	13 %	7 %	9 %	4 %	16 %

Eine weitere Reihe von Versuchen wurde mit Farbfiltern unternommen, welche die Lifawerke in Augsburg zur Verfügung stellten. Eine als Lichtquelle dienende Bogenlampe stand in einem lichtdichten Gehäuse, an dessen Vorderseite sich eine Öffnung befand, die durch den betreffenden Lichtfilter abgeschlossen wurde. Unmittelbar hinter dem Filter war eine Cuvette mit Wasser angebracht, um die Wärmewirkung der Bogenlampe auszuschalten. Das Versuchsfeld, ein quadratisches, mit weißem Zeichenpapier bespanntes Reißbrett von 70 cm Kantenlänge, wurde dicht vor dem Filter in gleicher Höhe mit dessen

Mittelpunkt aufgestellt. Eine zwischen Bogenlampe und Filter verschiebbare Linse ermöglichte es, einen mehr oder weniger spitzen Lichtkegel horizontal auf das Versuchsfeld zu werfen. Der Startort lag 20 cm vom Filter entfernt. Zur Verwendung gelangten folgende Farbfilter:

Dunkelrot	$> 630\ \mu\mu$
Rot	$> 610\ \mu\mu$
Rot	$> 590\ \mu\mu$
Schmutziggelb	$560—585\ \mu\mu$
Gelbgrün	$515—570\ \mu\mu$
Grün	$505—565\ \mu\mu$
Blaugrün	$490—570\ \mu\mu$
Blau	$430—485\ \mu\mu$
Violett	$< 460\ \mu\mu$.

In jedem Spektralbereich ließ ich 20 Tiere je zweimal laufen. Vor Beginn des Versuchs befanden sich die Bücherskorpione in 20 cm Entfernung von dem Farbfilter unter einer kleinen lichtdichten Schale. Beim Aufheben derselben flohen die Tiere das horizontal einfallende Licht genau in derselben Weise wie in den oben beschriebenen Einlichtversuchen. Rot und Violett zeigten insofern auch hier eine geringere Reizwirkung als die anderen angegebenen Spektralbereiche, als bei ihrer Verwendung die Schreckbewegungen nur selten auftraten. Immerhin aber flohen die Tiere das Licht stets in derselben Weise wie bei orangefarbenem, gelbem, grünem und blauem Licht.

Zur Beobachtung des Verhaltens der Bücherskorpione im ultraroten bzw. ultravioletten Teil des Spektrums wurde ein von der Firma Spindler und Hoyer in Göttingen hergestellter größerer Monochromator verwandt. Linsen und Prisma waren aus Quarz. Als Lichtquelle diente eine Bogenlampe. Das zerlegte Licht, das diese Apparatur lieferte, konnte nicht ohne weiteres zur Verwendung gelangen, da es, wie stets bei Benutzung eines Quarzprismas, sehr viel Streulicht enthielt, das sich besonders im ultravioletten Teil des Spektrums bemerkbar machte. Durch Einschaltung eines Ultrarot- bzw. Ultraviolettfilters konnte das störende Streulicht zurückgehalten werden. Bei diesen Filtern handelte es sich um 2 mm dicke Glasfilter, wie sie von Schott u. Gen. in Jena unter der Bezeichnung RG 7 und UG 1 in den Handel gebracht werden. Ihre verhältnismäßig starke Rotdurchlässigkeit machte sie nur in Kombination mit einem Monochromator geeignet.

Die Prüfung der Bücherskorpione auf ihr Verhalten bei horizontaler Beleuchtung mit ultrarotem bzw. ultraviolettem Licht wurde wiederum in dem weiter oben beschriebenen Gang durchgeführt. Derselbe war jetzt mit Stanniol ausgekleidet, um Fluorescenzerscheinungen zu verhindern. Der kleine Drehtisch mit dem Laufgang wurde in 10 cm Entfernung von dem Austrittsspalt des Monochromators so justiert, daß die ultravioletten bzw. ultraroten Lichtstrahlen horizontal durch den Gang fielen. Das Versuchstier wurde bei roter Oberbeleuchtung, die eine 15-Watt-Rubinglaslampe lieferte, am hinteren Ende des Ganges eingesetzt, die Kopfseite dem einfallenden Spektrallicht zugekehrt.

Begann *Chelifer* seinen Lauf nach vorn, so wurde das rote Kontrollicht ausgeschaltet, so daß das Tier nunmehr lediglich dem Einfluß des ultraroten bzw. ultravioletten Lichts ausgesetzt war. Da *Chelifer* im allgemeinen etwa 15 Sekunden benötigte, um den Gang zu durchlaufen, so wurde nach dieser Zeit das Kontrollicht wieder eingeschaltet, um festzustellen, in welcher Richtung das Tier gelaufen war. Ich zählte so bei ultrarotem und ultraviolettem Licht je 60 Läufe.

Es zeigte sich, daß in allen Fällen die Bücherskorpione die einmal eingeschlagene Richtung beibehielten und den Gang den Lichtstrahlen entgegen verließen. Wäre das ultrarote bzw. ultraviolette Licht wirksam gewesen, so hätte in der Mehrzahl der Fälle das Tier umkehren müssen, um vor den Lichtstrahlen zu fliehen. Es läßt sich folgern, daß ultrarote und ultraviolette Strahlen keinen optischen Reizwert für *Chelifer* besitzen.

C. Lithobius forficatus L., Julus sabulosus L., Cylindroiulus teutonicus Poc. und Forficula auricularia L.

I. Vorbemerkungen.

Lithobius, Julus sab., Cylindroiulus teut.[1] und *Forficula* wurden im Garten des hiesigen Zoologischen Instituts gefangen. Fang und Haltung der Tiere boten keinerlei Schwierigkeiten. Die beiden *Julus*-Arten hielt ich in runden Glasgefäßen von 30 cm Durchmesser und 20 cm Höhe, die mit feuchter Gartenerde angefüllt waren. Mohrrüben und Salatblätter dienten als Nahrung. *Lithobius* wurde ähnlich gehalten, doch legte ich noch einige Steine und Rindenstückchen in die Behälter; diese Tiere erhielten geschabtes Rindfleisch, zerschnittene Mehlwürmer und entflügelte Fliegen. *Forficula* fand ich sehr häufig in alten Bienenwaben, wo die Tiere kopfabwärts in den einzelnen Zellen saßen. Zur Haltung der Ohrwürmer machte ich mir diese Beobachtung zunutze und brachte die Tiere in Glasgefäße von 12 cm Durchmesser und 18 cm Höhe, die mit Wabenstückchen angefüllt waren. Als Nahrung erhielten sie reifes Obst und zerschnittene Mehlwürmer. Außerdem legte ich angefeuchtete Schwammstückchen in sämtliche Behälter. Da all diese Tiere ausgesprochen lichtscheu sind, hielt ich sie im Dunkeln.

Ganz allgemein können photonegative Tiere in zwei Gruppen eingeteilt werden:

1. Tiere, die nur negativ phototaktisch reagieren, wie *Chelifer cancroides*, *Polydesmus complanatus*, *Potamobius*, die Larve von *Anthrenus museorum* u. a.

2. Tiere, die sowohl negativ phototaktisch als auch positiv skototaktisch reagieren, wie *Helix*, *Littorina*, *Nereis diversicolor*, *Oniscus*, *Porcellio*, *Lepisma*, *Carcinus* u. a.

Daß negative Phototaxis und positive Skototaxis nicht identisch sind, hat Alverdes (1930) dargelegt. Im folgenden soll gezeigt werden,

[1] Diese Art wurde durch Herrn Dr. K. W. Verhoeff bestimmt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank sage.

daß auch bei den photonegativen Arthropoden *Lithobius*, *Julus* und *Forficula* positive Skototaxis vorkommt. Jedoch muß zunächst auf das Verhalten dieser Tiere bei diffuser Oberbeleuchtung eingegangen werden. Die Versuchsanordnung ist auf S. 5 beschrieben.

Lief *Lithobius* in der weißen Arena bei diffuser Oberbeleuchtung, so waren als Laufspurbilder regellose Bahnen, Spiralen und Bogen zu beobachten. Die Laufgeschwindigkeit war sehr verschieden und wahrscheinlich durch eine mehr oder weniger starke Erregung der Tiere bedingt. Die größte Laufgeschwindigkeit stellte ich stets bei Bogenläufen fest. Unter ihnen traten gelegentlich solche auf, die annähernd geradlinig waren. Eine solche gestreckte Bahn kann nur zustandekommen durch eine im Zustand höchster Erregung gleichmäßigere Dosierung der zentralnervösen Impulse, die den Extremitäten der beiden Körperseiten zugeleitet werden. Damit die Tiere jedoch im eigentlichen Sinne geradlinige Bahnen zurücklegen können, müssen optische Inhomogenitäten in ihrem Medium vorhanden sein; benutzen sie diese als Orientierungsmarken, so vermögen sie auch auf längeren Strecken ein und dieselbe Richtung beizubehalten. Bei regellosen Bahnen, die ich als Suchbewegungen deute, stellte ich die geringste Laufgeschwindigkeit fest. Auf Grund dieser Beobachtungen sehe ich in der Laufgeschwindigkeit ein Kriterium für den Erregungszustand, indem ich annehme, daß die Geschwindigkeit entsprechend der Erregung steigt.

Bei *Forficula* unterscheidet Weyrauch (1930) fünf verschiedene Erregungszustände, die ein unterschiedliches Verhalten zur Folge haben sollen. Im Prinzip pflichte ich der Auffassung bei, daß auch bei *Forficula* eine Beziehung zwischen Erregungszustand und Verhalten besteht; doch bin ich der Ansicht, daß man mit Sicherheit nur drei Erregungszustände gegeneinander abgrenzen kann. Wie weiter unten dargelegt werden soll, unterscheide ich demgemäß eine höchste, starke und schwache Erregung; selbstverständlich gibt es zwischen ihnen alle Übergänge. Ferner kann ich Weyrauch nicht zustimmen, wenn er sagt, daß *Forficula* »unter dem Einfluß besonders starker allgemeiner Erregtheit größere Flächen schnurgerade überquert«, sei es bei »vollkommener Dunkelheit oder bei diffuser Beleuchtung oder im radiärstrahligen Licht einer Kerze« (1930, S. 301 und 302).

Auf Grund der Beobachtung der Ohrwürmer bei diffuser Beleuchtung in der weißen Arena kam ich zu anderen Resultaten. Um die Tiere in einen möglichst hohen Grad der Erregung zu versetzen, wandte ich die von Weyrauch angegebene Methode an. Ich packte den betreffenden Ohrwurm an den Zangen und hielt ihn so freischwebend eine

Weile, bis heftige Bewegungen des ganzen Körpers eintraten. Nunmehr gab ich die Tiere am Startort, der in der Mitte der Arena lag, frei. Ich protokollierte je eine Laufspur von 254 Ohrwürmern und konstatierte Spiralen, Bogen und annähernd gerade Linien. 25 weitere auf dieselbe Weise in Erregung versetzte Tiere ließ ich je zehnmal hintereinander laufen, und es zeigte sich, daß auch das Einzeltier diese verschiedenen Laufspuren beschreiben konnte. Im ganzen zählte ich also 504 Läufe, davon waren 81 Spiralen, 237 Bogen und 186 annähernd gerade Linien. Schnurgerade Läufe über längere Strecken wurden nie beobachtet. Waren die Laufspuren im Anfang ziemlich geradlinig, so zeigten sie doch stets nach Zurücklegung von etwa 30—40 cm eine deutliche Abweichung zur rechten oder linken Seite.

Aus meinen Beobachtungen folgere ich, daß es nicht immer gelungen ist, die Tiere durchweg gleichmäßig zu erregen, und nehme an, daß die zentralnervöse Stimmung meiner Versuchstiere zwischen starker und höchster Erregung schwankte, womit aber nicht gesagt sein soll, daß es zwischen beiden nicht eine Reihe von Übergangsstufen gibt. Nach meiner Ansicht läuft der stark erregte Ohrwurm Spiralen. Bei weiterem Steigen der Erregung vergrößert sich deren Durchmesser, so daß schließlich im Zustande höchster Erregung Bogenläufe und annähernd geradlinige Bahnen resultieren; schnurgerade läuft *Forficula* aber auch dann nicht, sondern nur annähernd geradlinig.

Dem stark und höchst erregten Ohrwurm stelle ich den schwach erregten gegenüber. Wurde *Forficula* auf dem Versuchsfeld für 10 bis 15 Minuten mit einer lichtdichten Schale überdeckt, so befand sich das Tier nach Aufheben derselben meist in Ruhe und begann nach kurzer Tätigkeit der Antennen seinen Lauf, der sich in vielen Fällen regellos gestaltete. Daneben waren Spiralkurven und Bogenläufe zu beobachten. Bei roter Beleuchtung, nach Weyrauch also für *Forficula* im Dunkeln, traten die regellosen Bahnen viel häufiger auf. Helligkeit kann demnach auf *Forficula* erregend wirken. Die in dieser Versuchsreihe beobachteten Spiralen und Bogenläufe sind meiner Ansicht nach darauf zurückzuführen, daß es nicht immer gelungen ist, die Ohrwürmer zu beruhigen, bzw. daß die schon beruhigten Tiere durch die von der 600-Watt-Lampe erzeugte Helligkeit wieder erregt wurden. Da bei experimentell stark erregten Tieren unregelmäßige Läufe nicht beobachtet wurden, sehe ich in ihnen das Kriterium für nur schwach erregte Tiere.

Die beiden *Julus*-Arten zeigten ein viel gleichmäßigeres Verhalten als *Lithobius* und *Forficula*. Meist lagen die Tiere zu einer Spirale zusammengerollt in ihren Behältern. Brachte ich sie vorsichtig in die

weiße Arena, so entrollten sie sich — wohl unter dem Einfluß des Lichtes — sehr bald und begannen unregelmäßige, spiralige oder bogenförmige Läufe. *Julus sab.* bewegt sich viel schneller vorwärts als *Cylindroiulus teut.* Wurde *Julus sab.* mit der Pinzette etwas gedrückt, dann führte das Tier heftig schlängelnde Bewegungen aus und glitt so, auf dem Rücken liegend, eine kurze Strecke weit über die Bodenfläche, um aber bald wieder zur normalen Lokomotion überzugehen. *Cylindroiulus teut.* zeigte niemals derartige schlängelnde Bewegungen.

Die Versuche an den fünf von mir verwendeten Tierarten haben also ergeben, daß sich ein Individuum in einer Umgebung, die keine orientierenden Anhaltspunkte bietet, nicht geradlinig fortzubewegen vermag. Man wird einwenden, es seien bereits des öfteren solche Beobachtungen gemacht worden, so von A. Müller (1926) bei Landasseln und von H. L. H. Müller (1924) bei *Julus fallax.* Doch bin ich der Ansicht, daß diese beiden Autoren zu ihren Resultaten durch eine unzweckmäßige Versuchsanordnung kamen.

H. L. H. Müller sagt, der photonegative *Julus fallax* könne »infolge seines Körperbaues beträchtliche Strecken in gerader Linie zurücklegen«, sei es nun im Dunkeln oder Hellen. Ich arbeitete mit *Julus sabulosus,* der sich in Körperbau und Verhalten von *Julus fallax* nicht unterscheidet, und variierte die Versuchsbedingungen auf folgende Weise. Das Laboratorium war verdunkelt.

1. Das Tier lief auf dem mit weißem Zeichenpapier bespannten Reißbrett von 70 cm Kantenlänge, über dessen Mitte in 45 cm Höhe eine 60-Watt-Glühbirne brannte. Der sonst zwischen Lampe und Versuchsfeld eingeschaltete Papierschirm fehlte. Das Tier bewegte sich von dem unter der Lampe gelegenen Startort geradlinig fort, denn es waren folgende Orientierungsmöglichkeiten vorhanden: Die Glühbirne und verschiedene im Laboratorium befindliche und diffus beleuchtete Gegenstände.

2. Es bestand dieselbe Anordnung wie im vorigen Versuch, nur brachte ich zwischen Glühbirne und Versuchsfläche einen weißen Papierschirm von 60 cm Durchmesser an, der das Licht diffus auf das Versuchsfeld warf. Auch jetzt bewegte sich das Tier geradlinig, weil immer noch die Gegenstände des Versuchsraumes dem Tier eine Orientierungsmöglichkeit boten.

3. Eine weiße diffus beleuchtete Arena diente als Versuchsfeld (vgl. S. 5). Nunmehr lief das Tier in Bogen, Spiralen und unregelmäßigen Bahnen, ein Zeichen, daß in optisch homogener Umgebung eine Orientierung unmöglich war.

H. L. H. Müller gibt keine nähere Beschreibung seiner Versuchsanordnung, sie wird aber mit den hier in Versuch 1 und 2 angegebenen übereinstimmen. Die von ihm beobachtete geradlinige Fortbewegung der Tiere bei Oberbeleuchtung ist demnach nur durch das Vorhandensein äußerer Orientierungsmarken zustande gekommen.

II. Schwarzschirmversuche.

Zur Prüfung der Tiere auf ihr Verhalten dunklen Flächen gegenüber setzte ich in die diffus beleuchtete weiße Arena schwarze Samtschirme von 10 cm Breite und 7 cm Höhe. Die vorher vorhandene optische Homogenität des Versuchsfeldes war dadurch aufgehoben.

a) Intakte Tiere.

Einschirmversuch: Die Entfernung zwischen Schirm und Start betrug 24 cm. *Lithobius* wurde am Startort zunächst etwa 5 Minuten lang mit einer lichtdichten Schale überdeckt, nach deren Aufheben das Tier meist eine Weile ruhig verharrte. Der später einsetzende Lauf konnte von unterschiedlicher Geschwindigkeit sein; ich sehe hierin ein Zeichen dafür, daß der Erregungszustand der Tiere zu wechseln vermochte. Erst nach Wegnahme der lichtdichten Schale wurde der Schirm so aufgestellt, daß er im Blickfeld des Tieres stand. 25 Tiere ließ ich je zehnmal laufen. Von diesen insgesamt 250 Läufen erreichten nur 47 den Schirm. Bei einer weiteren Versuchsreihe war in der weißen Arena zunächst kein Schirm vorhanden. Resultierten nun spiralige oder regellose Bahnen, so stellte ich im Gesichtsfeld des Tieres, etwa 20 cm von ihm entfernt, einen schwarzen Samtschirm auf. Von 30 Tieren erreichten denselben sieben. Diese Versuchsanordnungen ermöglichten es demnach nicht, einen eindeutigen Beweis für positive Skototaxis bei *Lithobius* zu erbringen. Dies war, wie weiter unten geschildert werden soll, erst vermittels des Vierschirmversuchs möglich (vgl. S. 23). Mit *Forficula* experimentierte ich auf dieselbe Weise. Als der Schirm sofort nach Aufheben der lichtdichten Schale gesetzt wurde, führten von 48 Läufen 22 zum Schirm, die übrigen 26 Spuren stellten bogenförmige oder annähernd geradlinige Bahnen dar; regellose oder spiralige Läufe traten unter ihnen nicht auf, was ich als Zeichen dafür nehme, daß diese Läufe, die nicht am Schirm endeten, von höchst erregten Individuen ausgeführt wurden. Wenn ich dagegen die Tiere ohne Anwesenheit des Schirmes laufen ließ, so gelangten auch regellose und spiralige Bahnen zur Beobachtung; sie wurden nach meiner Ansicht von schwach bis stark erregten Tieren zurückgelegt, die, wäre ein Schirm vorhanden gewesen, zu letzterem hingeeilt wären.

Um die Auffassung zu erhärten, daß nur beim schwach und stark, nicht aber beim höchst erregten Ohrwurm der Lauf durch einen schwarzen Schirm zu beeinflussen ist, führte ich folgende Experimente aus: Ich protokollierte 40 regellose bzw. spiralige Läufe; allesamt wurden sie durch späteres Aufstellen eines schwarzen Samtschirmes zu geradlinigen Bahnen. Abb. 4 gibt ein derartiges Spurbild wieder. Nach einer

anfänglich unregelmäßigen Bahn waren schließlich regelmäßige Spiralen zu beobachten. Als das Tier in Punkt *A* ankam, wurde 45 cm von ihm entfernt in *B*, also innerhalb seines Gesichtsfeldes, ein schwarzer Samtschirm aufgestellt. Der Ohrwurm hielt sofort in seinem Lauf inne, verharrte einige Sekunden in Ruhe und lief dann schnurgerade zum Schirm. Der Spirallauf wurde also zu einer geradlinig gerichteten Bewegung. Wurde der Schirm um etwa 10 cm weitergerückt, bevor das Tier ihn erreicht hatte, so lief es auch nach dem neuen Standort des Schirms. Ja, die Tiere eilten sogar dem dauernd fortbewegten Schirme nach und ließen sich so auf beliebigen Bahnen durch die Arena führen. Ande-

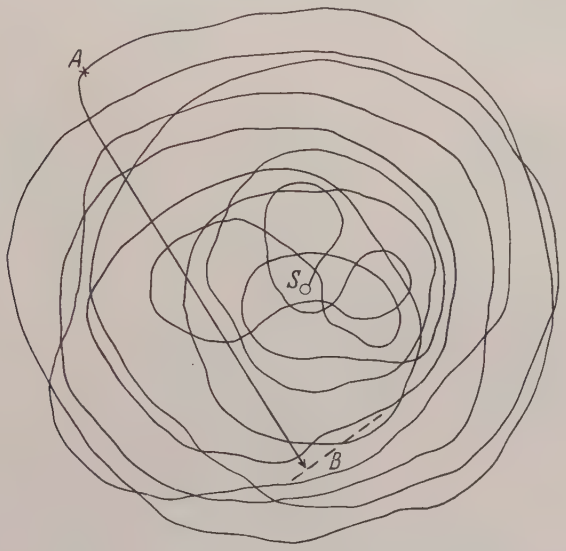

Abb. 4. Laufspur von *Forficula* im Einschirmversuch.

rerseits versuchte ich annähernd geradlinig oder im Bogen laufende, d. h. also höchst erregte Tiere durch Aufstellen eines schwarzen Samtschirmes zu beeinflussen. Dem in vollem Laufe befindlichen Tier bot ich innerhalb seines Gesichtsfeldes, 40 cm von ihm entfernt, einen schwarzen Samtschirm. 25 Tiere ließ ich je zweimal laufen, beobachtete aber niemals einen Einfluß des Schirmes auf ihr Verhalten.

Diese Versuche zeigen, daß der Ohrwurm im Zustand starker und schwacher Erregung (vgl. S. 20) stets positiv skototaktisch reagiert; für höchst erregte Tiere besitzt der schwarze Schirm dagegen keinen Reizwert mehr.

Julus sab. und *Cylindroiulus teut.* zeigten positive Skototaxis. Sie gelangten im Einschirmversuch in den meisten Fällen schließlich zum

Schirm, gleichgültig, in welcher Richtung sie zu laufen begannen. Wie in optisch homogener Umgebung traten Spiralen, unregelmäßige Bahnen und Bogenläufe auf, solange sich der Schirm nicht im Gesichtsfeld des Tieres befand. Sobald er jedoch gesehen wurde, trat eine Streckung der Bahn und eine Vergrößerung der Laufgeschwindigkeit ein: Das Tier eilte zum Schirm. Das Bestreben, nach einer dunklen Fläche zu laufen, ist so groß, daß die Tiere auch einem in etwa 15 cm Entfernung dauernd vor ihnen fortbewegten Schirm nachfolgten. Wurde während eines Laufes der Schirm plötzlich entfernt, so stockte das Tier und bewegte sich auf regelloser, spiraliger oder bogenförmiger Bahn weiter.

Zweischirmversuch: In einer weiteren Versuchsreihe bot ich den beiden *Julus*-Arten zwei schwarze Schirme von 10 cm Breite und

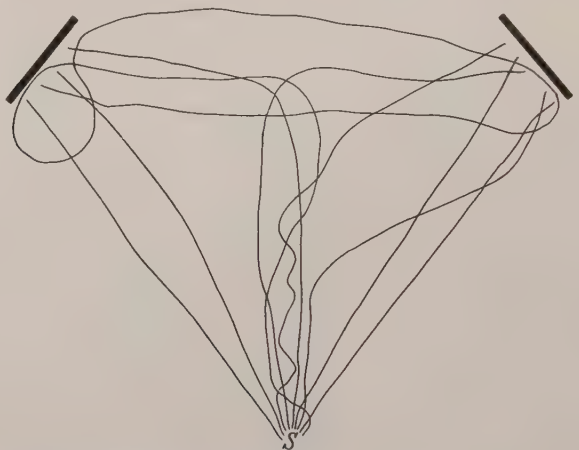

Abb. 5. Laufspuren von *Julus sab.* im Zweischirmversuch.

7 cm Höhe, die 45 cm voneinander und 41 cm vom Startort entfernt standen. Entweder eilten die Tiere vom Start unmittelbar zu einem der Schirme, oder sie wechselten ihre Richtung derart, daß sie den Lauf zu dem einen Schirm plötzlich aufgaben und zum anderen hineilten. Oftmals resultierten Läufe in Richtung der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie der beiden Schirme, wobei ein Hin- und Herschwanken der Laufrichtung auftreten konnte: Die Tiere liefen abwechselnd kleine Strecken weit zu dem einen und dem anderen Schirm, bis schließlich eine endgültige Entscheidung eintrat.

Die beiden Schirme werden also von vornherein als getrennte Reizorte wahrgenommen, doch müssen sich die Tiere nicht immer sofort für den einen derselben entscheiden, sondern können auch die Entscheidung hinausschieben und eine Zeitlang zwischen den beiden Reiz-

spendern »intrazentral schwanken«. In den seltensten Fällen blieben die Tiere am Schirm, meist eilten sie weiter. Gelegentlich kam es auch vor, daß ein Tier einige Male zwischen den Schirmen hin und her lief (Abb. 5).

Vierschirmversuch: Vier Schirme wurden in der weißen Arena so aufgestellt, daß sie die Ecken eines Quadrates von 35 cm Seitenlänge bildeten. Der Startort lag im Mittelpunkt 25 cm von jedem der Schirme entfernt. Diese Anordnung wurde gewählt, damit die Tiere stets einen

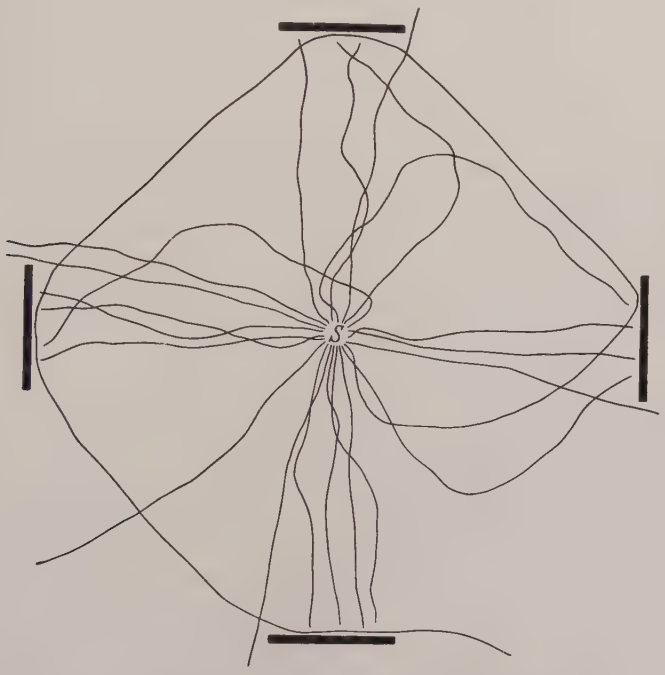

Abb. 6. Laufspuren von *Lithobius* im Vierschirmversuch.

Reizspender vor Augen hatten, in welcher Richtung sie sich auch vom Startort entfernen mochten. Experimentiert wurde meist mit wenig erregten Tieren. *Lithobius* wurde am Startort 5 Minuten lang mit einer lichtdichten Schale überdeckt, um das Tier vor Versuchsbeginn zu beruhigen. Beim Aufheben der Schale lagen entsprechend die Tiere auch meist eine Weile unbeweglich, ehe sie zu laufen begannen. 60 Tiere ließ ich an 5 aufeinanderfolgenden Tagen je einmal laufen und gewann so insgesamt 300 Laufspuren, von denen 217 zu einem der Schirme führten. Die Tiere blieben jedoch nicht am Schirm, sondern eilten weiter zu einem anderen Schirm oder zum Rand der Arena (Abb. 6).

72% aller Laufspuren erreichten also einen Schirm. Eine positive Skototaxis ist damit statistisch nachgewiesen. Daß die Tiere nicht stets den Schirm erreichten, erkläre ich folgendermaßen: Von den 83 nicht zu einem der Schirme gelangten Läufen führten 58, also etwa 20% der Gesamtspuren, in 0,5—2 cm Entfernung an einem der Schirme vorbei. Aus der Tatsache, daß auffällig viele Spuren so nahe an einem Schirm vorbeigingen, darf man vielleicht schließen, daß *Lithobius* den Schirm nicht scharf begrenzt wahrnimmt, sondern daß ihm derselbe nur als dunkler verschwommener Fleck auf weißem Hintergrunde erscheint. Diese nahe am Schirm vorbeiführenden Spuren könnten so als Fehlläufe betrachtet werden. Die restlichen 25 nicht zum Schirm gelangenden Bahnen, die nur 8% der Gesamtspuren ausmachen, stehen vielleicht mit Zuständen höherer Erregung in Zusammenhang, durch die der Schirm für das Tier seinen Reizwert verlor. Allerdings gelang es bei *Lithobius* nicht, eine scharfe Begrenzung zwischen den Erregungszuständen des Tieres und der Tendenz zum Aufsuchen des Schirms festzustellen, derart, daß stark erregte, d. h. rasch laufende, ihn stets unbeachtet ließen und schwach erregte, d. h. langsam laufende Tiere ihn stets aufsuchten.

Bei *Forficula* dagegen ließ sich, wie oben mitgeteilt, eine solche Beziehung schon im Einschirmversuch mit aller Deutlichkeit nachweisen. Im Vierschirmversuch protokollierte ich zunächst 160 Laufspuren solcher Ohrwürmer, die ich in den Zustand starker oder höchster Erregung versetzt hatte. Von diesen Spuren gelangten nur 69, also 43%, ungefähr geradlinig zu einem der Schirme. Die übrigen 91 Bahnen verliefen zwischen zwei Schirmen hindurch, und zwar annähernd geradlinig oder im Bogen. Spiralen oder regellose Spuren traten hier nicht auf. Zur Erklärung dieser Versuchsreihe könnte man annehmen, daß es hier gelungen sei, die Tiere stets in höchste Erregung zu bringen, in der sie annähernd geradlinige und bogenförmige Bahnen laufen; dann hätten Spuren stets nur rein zufällig zu einem der schwarzen Schirme geführt. Doch ist hierzu der Prozentsatz solcher Läufe zu hoch. Denn vom Start aus gesehen, wurde nur etwa ein Fünftel des Horizontes durch schwarze Flächen eingenommen, dagegen gelangten 43% der Spuren zu den Schirmen. Daher ist anzunehmen, die Tiere seien nicht nur in höchster, sondern teilweise auch in starker Erregung gewesen, und durch die Anwesenheit der Schirme sei das Zustandekommen der für starke Erregung charakteristischen Spiralläufe verhindert worden.

Von schwach erregten Ohrwürmern protokollierte ich 360 Laufspuren. Um die durch das Herausnehmen aus den Glasgefäßen erregten Tiere wieder zu beruhigen, brachte ich sie am Startort unter eine licht-

dichte Schale. Wurde diese nach etwa 10—15 Minuten aufgehoben, so saßen die Ohrwürmer meist unbeweglich. Vor Beginn des Laufes setzte zunächst eine Bewegung der Antennen ein, dann folgte ein Hin- und Herbewegen des Kopfes, unter Umständen auch des ganzen Vorderkörpers, und schließlich bewegte sich das Tier ein paarmal im Kreise, um zuletzt fast immer mit großer Sicherheit zu einem der Schirme zu laufen; denn von diesen 360 Laufspuren erreichten 317, also 88%, einen der schwarzen Schirme. Von den restlichen 43 Läufen wurden 37 durch Tiere ausgeführt, die sofort nach Aufheben der lichtdichten Schale davonliefen, bei denen also aller Wahrscheinlichkeit nach eine Beruhigung noch nicht eingetreten war.

Nach diesen Ergebnissen reagiert also der schwach erregte Ohrwurm in der Regel positiv skototaktisch, ebenso verhält sich auch das stark erregte Tier, für dessen Erregungszustand ich als Kriterium einen Spirallauf mit nicht zu großem Durchmesser (bis etwa 90 cm) angeben kann. Auf S. 21 wurde gezeigt, daß der Ohrwurm seinen Spirallauf bei Anwesenheit eines schwarzen Schirmes aufgibt und zu letzterem hineilt. Nur im Zustand höchster Erregtheit reagiert *Forficula* nicht mehr positiv skototaktisch.

Julus sab. und *Cylindroiulus teut.* erreichten im Vierschirmversuch stets einen der schwarzen Schirme. *Julus sab.* kroch häufig an den schwarzen Samtflächen der Schirme hinauf. *Cylindroiulus* zeigte dasselbe Bemühen, doch gelang es diesem Tier nur sehr selten, sich an den senkrechten Flächen festzuhalten. Ebenso wie *Lithobius* und *Forficula* kamen auch die beiden *Julus*-Arten am Schirm nicht zur Ruhe, sondern eilten in den allermeisten Fällen weiter; oftmals liefen dabei die Tiere von einem Schirm zum anderen.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Weiterhin schien es mir aufschlußreich, festzustellen, wie sich einseitig geblendete Tiere schwarzen Schirmen gegenüber verhalten würden.

Die Blendung von *Lithobius* und *Forficula* machte keine Schwierigkeiten. Die Tiere wurden mit Äther narkotisiert und die Augen unter dem Binokular mit Asphaltlack verklebt. Nicht so einfach war die Blendung der beiden *Julus*-Arten. Hier wirkte eine Äther- oder Chloroformnarkose sehr schädigend, und es war infolgedessen erforderlich, die Blendung an unbetäubten Tieren vorzunehmen. Als geeignetes Verfahren erwies sich die Festlegung der Tiere auf einer Korkplatte mittels eines Lederstreifchens und einiger Stecknadeln. So unbeweglich gemacht, konnten die Tiere geblendet werden. An einseitig geblendeten Tieren standen zur Verfügung von *Forficula* rund 400, von *Lithobius* 48 und von *Julus sab.* und *Cylindroiulus teut.* je 25 Exemplare. Mit allen Tieren wurde erst 24 Stunden nach Vornahme der Blendung experimentiert.

In der diffus beleuchteten weißen Arena liefen *Julus sab.*, *Cylindroiulus teut.* und *Lithobius* Spiralen zur geblendeten Seite. Die Tiere waren aber nicht zwangsmäßig an eine solche Lokomotion gebunden, sondern sie konnten gelegentlich auch kürzere Strecken annähernd geradlinig oder zur sehenden Seite abweichend durchlaufen. Bei der stark bis schwach erregten *Forficula* waren sowohl Spiralen zur sehenden als auch zur geblendeten Seite zu beobachten. Dabei war es möglich, daß ein Tier eine Serie von Läufen zur geblendeten Seite ausführte, um dann plötzlich die Lauftendenz zu ändern, so daß Spiralen zur anderen Seite resultierten. Von 632 Spuren einseitig geblendeter Ohrwürmer führten 75 Spiralen zur sehenden und 537 zur geblendeten Seite. Die nach der geblendeten Seite abweichenden Kurven kamen vermutlich durch ein Abweichen der photonegativ gestimmten Ohrwürmer nach jener Seite zustande, auf der ihnen durch die Blendkappe Dunkelheit »vorgetäuscht« wurde. Die zur intakten Seite führenden Spiralen können nur so erklärt werden, daß *Forficula* zeitweilig auch die Wirkung der Blendung »intrazentral ausschalten« und einer autonom auftretenden Tendenz zum Abweichen nach der ungeblendeten Seite zu folgen vermag; denn intakte Tiere sind in der Lage, Spiralen sowohl zur linken als auch zur rechten Seite zu laufen. Im Zustand höchster Erregung liefen einseitig geblendete Ohrwürmer bei diffuser Oberbeleuchtung Bogen sowohl zur linken als auch zur rechten Seite oder annähernd gerade Linien, verhielten sich also ebenso wie intakte Tiere im gleichen Erregungszustand.

Ließ ich *Lithobius* und die beiden *Julus*-Arten in einseitig geblendetem Zustand in der weißen Arena bei diffusem Oberlicht laufen, so resultierten meist Spiralen zur geblendeten Seite. Wurde sodann im Gesichtsfeld der Tiere, 20 cm von ihnen entfernt, ein Schwarzschirm aufgestellt, so eilte *Lithobius* in einigen Fällen, *Julus sab.* und *Cylindroiulus teut.* dagegen stets zum Schirm, wobei die Tendenz zum Spirallauf verschwand. Abb. 7 zeigt die Laufspur eines linksseitig geblendeten *Julus sab.* Der geradlinige Teil der Bahn wurde durch einen Samtschirm hervorgerufen, den ich in Punkt *B* aufstellte, als sich das Tier in Punkt *A* befand. Die Entfernung *A*—*B* betrug 20 cm. Nach der Ankunft des Tieres am Schirm wurde derselbe entfernt, und sofort trat wieder ein Spirallauf zur geblendeten Seite ein.

Forficula läuft, wie bereits beschrieben, in schwach bis stark erregtem Zustand meist Spiralen zur geblendeten, weniger oft solche zur intakten Seite. Ein im Gesichtsfeld des Tieres aufgestellter Schwarzschirm wandelte jedoch stets eine Spiralbahn in einen gerade gestreckten

Lauf um, gleichgültig, ob eine Tendenz zum Lauf nach der intakten oder geblendeten Seite vorgelegen hatte. Im Zustand höchster Erregtheit orientierte sich auch der einseitig geblendete Ohrwurm nicht nach einem schwarzen Schirm, sondern eilte vom Startort aus in ganz beliebiger Richtung davon. Dabei verlief die Laufspur in Bogen sowohl zur intakten als auch zur geblendeten Seite oder annähernd geradlinig.

Im Vierschirmversuch erreichte der einseitig geblendete *Lithobius* in weitaus den meisten Fällen einen Schirm. Von 220 Laufspuren führten 178, also ungefähr 81%, zu einem der schwarzen Schirme. Daß dieser Prozentsatz größer ist als beim intakten Tier, kann vielleicht dadurch erklärt werden, daß der geblendete *Lithobius* durch die vorhandene Helligkeit weniger stark beunruhigt wird, da ihm auf der einen

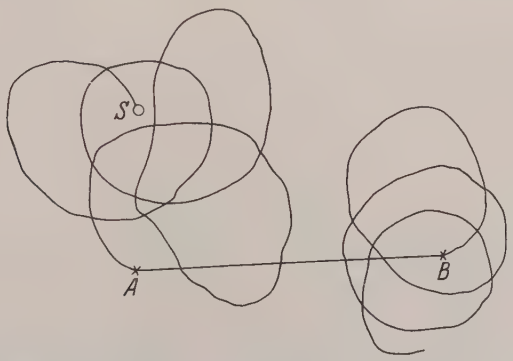

Abb. 7. Laufspur eines linksseitig geblendeten *Julus sab.* im Einschirmversuch.

Seite seines Gesichtsfeldes Dunkelheit »vorgetäuscht« ist. Die 42 nicht zum Schirm gelangten Laufspuren möchte ich folgendermaßen deuten: Bei einem Teil dieser Läufe handelt es sich sehr wahrscheinlich wieder um Fehlläufe (vgl. S. 24), denn sie führten an einem der Schirme in dessen unmittelbarer Nähe vorbei. Ein anderer Teil darf wohl als die Folge der uneingeschränkt zur Wirkung kommenden Blendung zu betrachten sein. Diese Laufspuren stellen Bogen oder Spiralen zur geblendeten Seite dar, die übrigen nicht zum Schirm führenden Läufe lassen weder einen Einfluß des Schirmes noch der Blendung erkennen; sie gehen oft in der Mitte zwischen zwei Schirmen hindurch. Ihre Ausführung dürfte wohl auf Erregungszuständen beruht haben, in denen weder der Schirm noch die Blendung einen Einfluß auf das Verhalten des Tieres besaßen. Die zu einem Schirm führenden Läufe waren entweder geradlinig als Folge reiner positiver Skototaxis, oder es waren Interferenzen zwischen Blendung und positiver Skototaxis zu beob-

achten. In diesem Falle liefen die Tiere zunächst in Bogen oder in einer Spirale zur geblendeten Seite, um plötzlich aber doch geradlinig zum Schirm zu gelangen.

Bei *Forficula* führten von 220 Läufen 189, also 86%, zum Schirm. Die übrigen 31 Spuren sind zum Teil annähernd gerade Linien, zum Teil nach der geblendeten Seite führende Bogen und Spiralen. Die geradlinigen Läufe sind von Tieren ausgeführt worden, bei denen vermutlich eine Beruhigung vor Versuchsbeginn mißlungen war. Bei den in Bogen

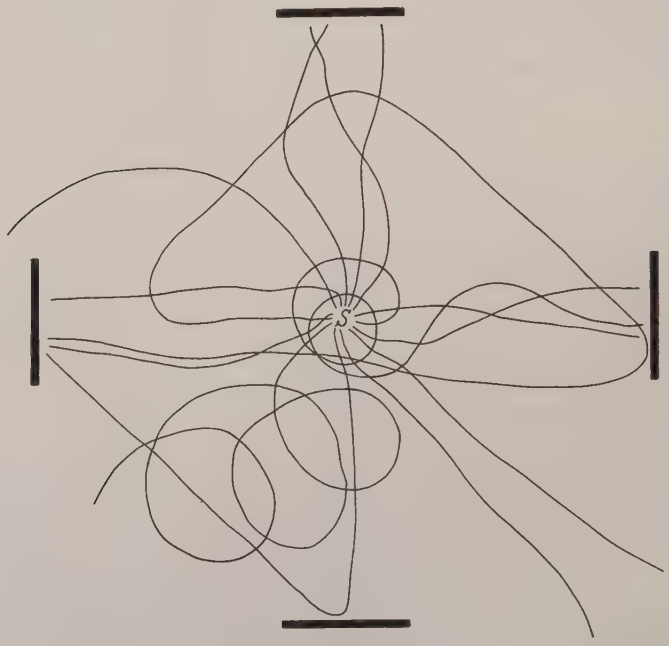

Abb. 8. Laufspuren einer linksseitig geblendeten *Forficula* im Vierschirmversuch.

und Spiralen verlaufenden Spuren kam die Blendwirkung uneingeschränkt zur Geltung (Abb. 8).

Die beiden *Julus*-Arten erreichten auch im einseitig geblendeten Zustand fast stets einen der Schirme. Es wurden für jede Art 200 Läufe protokolliert, von denen bei *Julus sab.* 194, also 97%, bei *Cylindroiulus teut.* 189, also 95%, zum Schirm gelangten. Diese Spuren sind entweder geradlinig und die Folge reiner positiver Skototaxis, oder sie verlaufen zunächst in Bogen zur geblendeten Seite und führen dann erst zum Schirm, sind also durch Interferenz von Blendung und positiver Skototaxis zustande gekommen. Jene Läufe, die nicht einen der Schirme

erreichten, sind auf eine uneingeschränkt zur Geltung kommende Blendwirkung zurückzuführen.

Die Versuche mit einseitig geblendeten Vertretern der hier in Frage kommenden vier Tierarten haben gezeigt, daß die überwiegende Mehrzahl aller Läufe zu den Schirmen führte. Die positive Skototaxis setzt sich also häufiger durch als der Einfluß der Blendung.

III. Einlicht-Einschirmversuch.

Um zu prüfen, welche Rolle negative Phototaxis und positive Skototaxis für die in Rede stehenden vier Tierarten bei gleichzeitiger Anwesenheit einer Lampe und eines schwarzen Schirmes spielt, wurden Einlicht-Einschirmversuche angestellt. Dieselben geschahen wiederum in der weißen Arena.

Eine 25-Watt-Glühbirne aus Milchglas, ein schwarzer Schirm von 10 cm Breite und 7 cm Höhe und der Startort waren so angeordnet, daß sie die Ecken eines gleichseitigen Dreiecks von 30 cm Seitenlänge bildeten. Dabei lag der Startort in der Mitte der Arena. Die Oberbeleuchtung war ausgeschaltet.

a) Intakte Tiere.

Lithobius floh im Einlicht-Einschirmversuch stets die Lampe. Läufe, die eine Orientierung zum schwarzen Samtschirm hätten erkennen lassen, wurden nicht beobachtet. Die negative Phototaxis überwog die positive Skototaxis also stets vollständig.

Julus sab. und *Cylindroiulus teut.* reagierten entweder rein positiv skototaktisch, d. h. sie liefen unmittelbar zum Schirm, ohne sich vom Licht beeinflussen zu lassen (Abb. 9, Laufspuren *d*, *e*), oder rein negativ phototaktisch, d. h. sie flohen die Lichtquelle, ohne sich nach dem schwarzen Schirm zu orientieren (Laufspuren *a*, *b*, *c*). Außerdem waren Interferenzen zwischen positiver Skototaxis und negativer Phototaxis zu beobachten (Laufspuren *f*, *g*, *h*). Dann flohen also die Tiere einerseits die Lichtquelle und orientierten sich andererseits gleichzeitig nach dem Schirm und gelangten so in mehr oder weniger gekrümmter Bahn zu letzterem. Hier lag während des ganzen Laufes ein Einfluß sowohl der Lichtquelle wie des Schirms vor. In einigen Fällen gelangte die negative Phototaxis nicht während des ganzen Laufs zur Geltung, sondern plötzlich trat ein Umschlag zu reiner positiver Skototaxis ein. Dann liefen die Tiere oft fast entgegen der Richtung der Lichtstrahlen zum Schirm (Laufspuren *i*, *k*).

Forficula zeigte im Einlicht-Einschirmversuch außerordentlich mannigfaltige Spuren (Abb. 10). Wie bei den beiden *Julus*-Arten waren

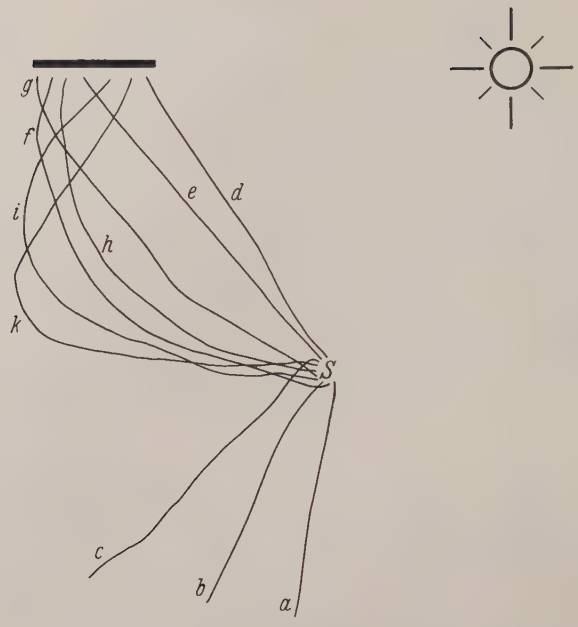

Abb. 9. Laufspuren von *Julus sab.* im Einlicht-Einschirmversuch.

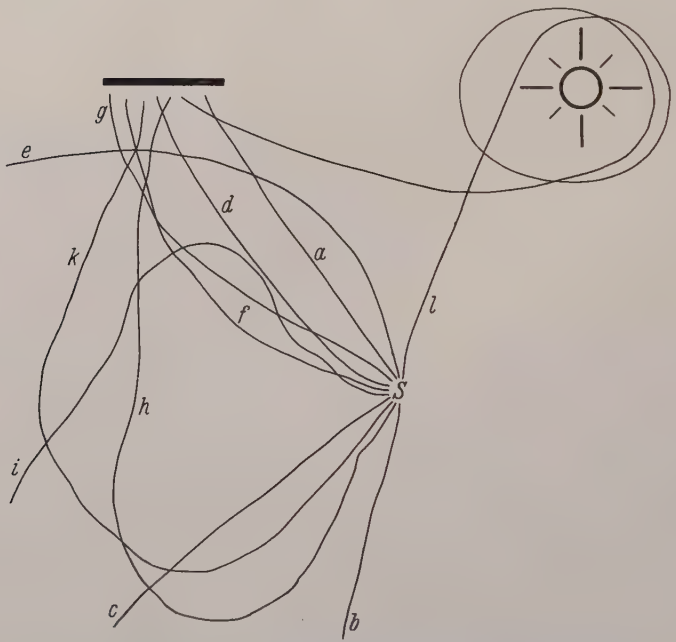

Abb. 10. Laufspuren von *Forficula* im Einlicht-Einschirmversuch.

auch hier rein negativ phototaktische (*b*, *c*) und rein positiv skototaktische Bahnen (*a*, *d*) neben Interferenzläufen (*f*, *g*) zu beobachten. Die positive Skototaxis konnte auch in negative Phototaxis (*e*, *i*) oder die negative Phototaxis in positive Skototaxis umschlagen (*h*, *k*), wobei im letzteren Falle den Übergang ein Interferenzlauf bildete.

Bemerkenswert ist das Verhalten des Ohrwurms bei Ausführung solcher Läufe, wie sie durch das Spurbild *l* in Abb. 10 wiedergegeben sind. Unter 160 Laufspuren wurden sie zwölfmal beobachtet. Zunächst lief das Tier zur Lampe und beschrieb einen oder zwei Kreise um dieselbe, um dann ganz plötzlich zum schwarzen Schirm zu eilen. In anderen Fällen betrug bei Abwesenheit des Schirmes die Zahl der Umläufe um die Lampe oft 20—30. Der Schirm schwächte also die Tendenz zum Umkreisen der Lichtquelle stark ab. Die nächstliegende Erklärung scheint mir zu sein, daß der Lauf des Ohrwurms zur Lichtquelle und um dieselbe herum nicht auf positiver Phototaxis beruht, sondern einen Suchgang darstellt. Die Anwesenheit des schwarzen Schirmes kürzt einen solchen Suchgang erheblich ab; der Ohrwurm eilt zum Schirm, weil ihm die Dunkelheit adäquater ist. Eine Lichtkompaßbewegung dürfte hier nicht vorliegen, da die Tiere sehr oft vom Start aus fast geradlinig zur Lampe liefen.

b) Einseitig geblendete Tiere.

Der einseitig geblendete *Lithobius* ließ im Einlicht-Einschirmversuch den Schirm stets unbeachtet.

Julus sab. und *Cylindroiulus teut.* liefen in einigen Fällen zum schwarzen Schirm, ohne daß ein Einfluß der Blendung oder eine negative Phototaxis sich geltend machte; dann also verhielten sich die Tiere rein positiv skototaktisch. Gelegentlich waren auch Interferenzen gleichzeitig zwischen Blendung, negativer Phototaxis und positiver Skototaxis festzustellen. Die meisten Läufe waren jedoch rein negativ phototaktisch. Im Einlicht-Einschirmversuch orientiert sich also der geblendete *Julus* nicht mehr mit derselben Häufigkeit nach dem schwarzen Schirm wie das intakte Tier.

Der einseitig geblendete Ohrwurm zeigte im Einlicht-Einschirmversuch dieselben Laufspuren wie im intakten Zustand. Außerdem konnte die Blendung Anlaß zu Interferenzen geben. Nach Möglichkeit wurde mit nur schwach erregten Tieren experimentiert. Am Start waren dieselben stets so orientiert, daß sie Licht und Schirm auf der intakten Körperseite hatten. In dieser Versuchsreihe konnte die Wirkung der drei Faktoren: Licht, Schirm und Blendung gleichzeitig mit-

einander interferieren (Abb. 11, *d*, *e*), oder aber einer dieser Faktoren war ausgeschaltet, so daß Interferenzen zwischen Blendung und negativer Phototaxis (*f*), zwischen Blendung und positiver Skototaxis (*g*) und schließlich zwischen negativer Phototaxis und positiver Skototaxis (*h*, *i*) resultierten.

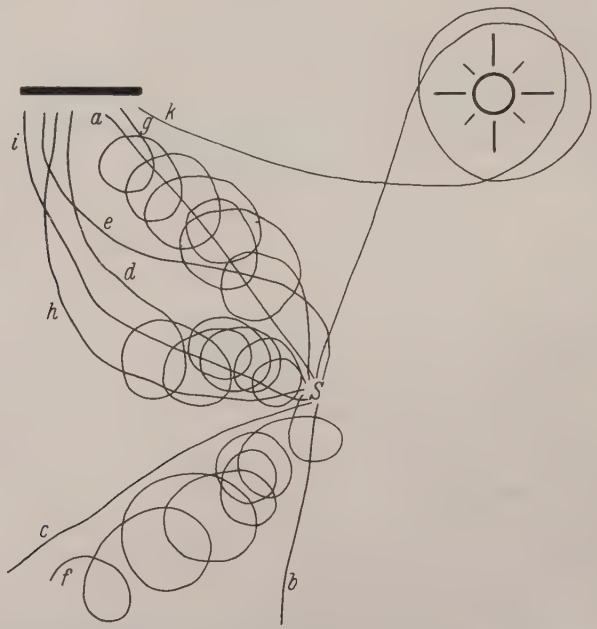

Abb. 11. Laufspuren einer linksseitig geblendeten *Forficula* im Einlicht-Einschirmversuch.

Ebenso wie intakte Tiere liefen auch einseitig geblendete des öfteren zur Lampe, beschrieben einige Kreise um dieselbe und eilten dann plötzlich zum Schirm (*k*). Solche Laufspuren wurden in neun Fällen beobachtet. Während der Bewegung um die Lampe war das intakte Auge dem Lichte zugekehrt.

IV. Graustufenversuche.

Die Vierschirmversuche haben gezeigt, daß *Julus sab.* und *Cylindroiulus teut.* stets zu einem der schwarzen Schirme gelangten, also stark positiv skototaktisch reagierten. Es lag mir daran, das Verhalten dieser Tiere verschieden dunklen Flächen gegenüber zu beobachten.

Zu diesem Zwecke bot ich den Tieren gleichzeitig Flächen aus verschiedenen Heringschen Graupapieren und aus schwarzem Samt. Die Versuchsmethodik entsprach der von A. E. Meyer (1932, S. 281) angegebenen. Ich konstruierte eine Arena von 50 cm Durchmesser und 15 cm Wandhöhe; sie wurde

von oben diffus beleuchtet. Die Bodenfläche war mit weißem Zeichenpapier beklebt. Die Innenwand der Arena war in 16 Felder von je 9,8 cm Breite und 15 cm Höhe eingeteilt. Diese Felder wurden mit verschiedenen Graupapieren, schwarzem Samt und weißem Zeichenpapier beklebt. Der Startort lag genau in der Mitte der Arena.

Zunächst wurden je vier Felder der Arenawand mit schwarzem Samt, Graustufe Nr. 30, 10 und 5 beklebt. Die Felder von gleichem Helligkeitswert waren über Kreuz angeordnet. In welcher Richtung die Tiere sich auch vom Startort fortbewegen mochten, in jedem Quadranten hatten sie dieselben vier verschiedenen Felder vor sich. Die Startrichtung spielte also keine Rolle.

Von den beiden *Julus*-Arten ließ ich 100 Tiere je dreimal laufen, zählte also für jede Art 300 Laufspuren. Die Ergebnisse gibt die Tabelle 2 wieder. Die überwiegende Mehrzahl aller Laufspuren führte zu den dunkelsten Flächen Samtschwarz und Graustufe 30. Dabei wurde Samtschwarz fast dreimal so oft besucht wie die dunkelste Graustufe. Aus der Tabelle geht weiter hervor, daß *Julus sab.* noch stärker positiv skototaktisch reagierte als *Cylindroiulus teut.*

Tabelle 2.

Besucherzahl	Graustufe 5	Graustufe 10	Graustufe 30	Samtschwarz
Julus sab.	2	6	82	210
Cylindroiul. teut.	7	14	89	190

In einer weiteren Versuchsreihe verwandte ich je zweimal Samtschwarz, Graupapier Nr. 29, 25 und 20. Zwischen zwei dunkle Felder war stets ein weißes Feld eingeschaltet, die beiden gleichnamigen Felder lagen jedesmal einander gegenüber, und es folgten einander längs der Arenawand: Samtschwarz, Graustufe 20, 29, 25, Samtschwarz usw.

Die dunklen Felder wurden allein besucht, und zwar um so häufiger, je dunkler sie waren. Ähnliches fand A. E. Meyer (1932) für *Lepisma*, jedoch wurden die weißen Felder durch die beiden *Julus*-Arten nie besucht (vgl. Tabelle 3). Bei diesen Graustufenversuchen führten die Spuren meist geradlinig zu einem der dunklen Schirme. Gelegentlich liefen die Tiere auch eine Strecke weit auf der Mittelsenkrechten der Verbindungslinie zweier dunkler Felder, entschieden sich dann aber stets für eines der beiden, wobei sie meist dem dunkleren den Vorzug gaben.

Tabelle 3.

Besucherzahl	Barytweiß	Graustufe 20	Graustufe 25	Graustufe 29	Samtschwarz
Julus sab.	—	7	7	26	60
Cylindroiul. teut.	—	10	13	32	45

Aus den Versuchen geht hervor, daß die beiden *Julus*-Arten verschieden dunkle Bezirke sehr gut voneinander zu unterscheiden vermögen. Bis zu welchem Grad dieses Unterscheidungsvermögen geht, soll folgende Versuchsanordnung zeigen: Die Arenawand war diesmal mit acht Feldern aus barytweißem Papier und acht Feldern aus Graupapier Nr. 2 beklebt. Dabei wechselte immer ein weißes mit einem grauen Feld ab. Die meisten Spuren führten zur dunkleren Fläche (siehe Tabelle 4). Allerdings sehen die hier beobachteten Läufe ganz anders aus als die der weiter oben beschriebenen Graustufenversuche. Waren in den letzteren die Spuren meist ziemlich geradlinig, so resultierten nun sehr häufig Spiralen und Bogen. Gelegentlich liefen Tiere länger als 1 Stunde, ohne zum Rand der Arena zu gelangen. In der Mehrzahl der Fälle endeten die Spiralläufe an einem der grauen Felder.

Tabelle 4.

Besucherzahl	Barytweiß	Graustufe 2	Läufe, die nach 30 Min. nicht zum Rande der Arena gelangten
Julus sab.	13	88	9
Cylindroiul. teut.	29	81	—

Ich nehme an, daß jenen Tieren, die Spiralkurven liefen, die Arenawand zunächst keine Orientierungsmöglichkeit bot; mit anderen Worten erschien diesen Tieren die Umgebung optisch homogen. Kamen sie jedoch während ihres Laufes zufällig in die Nähe der Wand, so schienen sie in vielen Fällen die einzelnen Felder unterscheiden zu können. Es läßt sich aber nicht genau sagen, in welcher Entfernung den Tieren diese Unterscheidung möglich war, da die Spiralen nicht plötzlich, sondern sanft auslaufend zum Rande führten. Insgesamt gelangte *Julus sab.* in 80%, *Cylindroiulus teut.* in 73,6% aller Fälle zu einem der Graufelder.

Verwandte ich nunmehr statt Graustufe 2 die Graustufe 4, so stieg die Besucherzahl zugunsten der dunkleren Fläche. Es erreichten jetzt 87% bzw. 81% aller Läufe das Graufeld. Diese Zahlen wurden für jede Art aus 110 Läufen gewonnen.

D. Positive Skototaxis und Bau des Auges.

Im vorausgegangenen wurde unterschieden zwischen Tieren, die nur negativ phototaktisch, und solchen, die sowohl negativ phototaktisch wie positiv skototaktisch reagieren. Zur ersteren Gruppe gehören zunächst alle diejenigen Tierarten, die verhältnismäßig primitive Augen

besitzen; sie vermögen wohl die von einer Lampe ausgehenden Lichtstrahlen zu perzipieren und sich deren Richtung entsprechend im Raume zu bewegen; doch sind sie nicht imstande, hellere oder dunklere, diffus beleuchtete Bezirke in ihrer Umgebung zu unterscheiden. Zu diesen Tieren gehört *Chelifer cancroides*, der stets negativ phototaktisch reagiert. Wohl berücksichtigt er stets das Licht einer Lampe, aber niemals einen schwarzen Schirm. Auch ist er imstande, Intensitätsgrade des Lichtes zu unterscheiden, denn entsprechend der Zunahme der Lichtstärke (vgl. S. 8) werden die Schreckbewegungen häufiger.

Voraussetzung für die positive Skototaxis eines Tieres ist das Vorhandensein eines Auges, das zum mindesten imstande ist, dunklere und hellere diffus beleuchtete Bezirke in seiner Umgebung zu unterscheiden. Solche Tiere sind *Lithobius*, *Julus sab.*, *Cylindroiulus teut.* und *Forficula*. Doch ist positive Skototaxis keineswegs allein Sache des Sinnesorgans, denn das Auge vermittelt nur zwischen Umwelt und Zentralnervensystem; und beim letzteren liegt die Entscheidung, wie die Sinneseindrücke ausgewertet werden.

Während Hesse (1901) die Augen von *Lithobius* und *Julus* auf die gleiche Stufe stellt, schreibt Demoll (1917) dem *Julus*-Auge eine vollkommenere Organisation zu und spricht von ihm als von einem »primitiven Facettenauge«. Auf Grund der Skototaxisversuche möchte ich Demoll zustimmen und dem *Julus*-Auge eine höhere Sehleistung zuerkennen. Daß das *Forficula*-Auge als echtes Facettenauge in seiner Leistung die Augen von *Lithobius* und *Julus* übertrifft, bedarf keiner weiteren Erörterung.

Es gibt allerdings Tierarten, deren hochorganisiertes Auge durchaus die Perzeption verschieden dunkler Flächen gestattet und die sich dennoch im photonegativen Zustand nur negativ phototaktisch, aber nicht positiv skototaktisch verhalten, d. h. die sich nur nach der Richtung der Lichtstrahlen, aber nicht nach dunklen Flächen orientieren. Dies gilt nach Alverdes (1930) für *Potamobius* und *Eupagurus*. Hier ist offenbar allein das Zentralnervensystem dafür verantwortlich, daß positive Skototaxis nicht zustande kommt. Noch deutlicher wird die ausschlaggebende Rolle des Zentralnervensystems bei jenen Tierarten, wo das gleiche photonegative Individuum bald negativ phototaktisch und bald positiv skototaktisch reagiert und unter Umständen auch einen Interferenzlauf produziert. Derartiges beschreibt Alverdes für *Carcinus*, und ich habe es an *Julus sab.* beobachtet. Für solche Verschiedenheiten des Verhaltens können nur »intrazentrale Vorgänge

und Zustände« maßgebend sein. Es ist dann nicht das Licht, das die Tiere zu dunklen Flächen hindirigiert, sondern im Tier fällt »intrazentral« die Entscheidung über die Art und Weise der jeweiligen Reaktion.

E. Zusammenfassung.

1. Die normale Lokomotion von *Chelifer cancroides* ist der Vorwärtslauf. Er ist aber auch imstande, kürzere Strecken seitwärts, rückwärts, schräg vorwärts oder schräg rückwärts in jeder beliebigen Richtung zur Medianlinie des Körpers zurückzulegen. Die vom Vorwärtslauf abweichenden Bewegungen stellen Schreck- und Fluchtbewegungen dar.

2. Sowohl im Dunkeln als auch bei diffusem Oberlicht läuft *Chelifer* regellose Bahnen (Abb. 1) und Spiralkurven. Schreckbewegungen werden nur im Hellen beobachtet.

3. Im einseitig geblendeten Zustand führt *Chelifer* bei diffusem Oberlicht während des Vorwärtslaufes Spiralen zur geblendeten Seite aus.

4. Die bei intakten Tieren im Dunkeln und bei Oberbeleuchtung auftretenden Spiralbahnen sind »intrazentral« bedingt; sie lassen sich durch Eingriffe am Tierkörper beeinflussen.

Einseitige Blendung und Amputation der Tarsen einer Körperseite verwandeln Spiralläufe in solche zur operierten Seite. Amputation einer Pedipalpe bewirkt eine Umkehr der Spiralen in solche zur intakten Seite. Regellose Bahnen wurden durch diese Eingriffe in Spiralkurven umgewandelt. Eingriffe wie Entfernung eines beliebigen Beines oder gleichzeitige Amputation des ersten und vierten Beines blieben meist ohne Einfluß auf das Verhalten des Tieres; sie konnten demnach »intrazentral kompensiert« werden.

5. *Chelifer* reagiert bei horizontaler Beleuchtung stets negativ phototaktisch, gleichgültig, ob bei weißem oder bei monochromatischem Licht (rot, gelb, grün, blau, violett) experimentiert wurde. Ultrarotes und ultraviolettes Licht bewirken keine photonegative Reaktion.

Die im Ein-, Zwei- und Dreilichtversuch zurückgelegten Laufspuren lassen sich nicht im Sinne der Tropismentheorie oder Tropotaxislehre erklären (Abb. 3).

6. Einseitig geblendet, flieht *Chelifer* horizontal einfallendes Licht entweder ziemlich geradlinig oder in Bogen, die zur geblendeten Seite führen. »Korrekturschleifen« treten selten auf (Abb. 2).

7. Das auf einer Seite tarsenlose Tier eilt von einer horizontal einwirkenden Lichtquelle fort, indem es Spiralen zur operierten Seite beschreibt. Eingriffe wie Entfernung eines beliebigen Beines oder des

ersten und vierten Beines zugleich, Amputation einer Pedipalpe oder Amputation einer Pedipalpe und gleichzeitige Blendung auf derselben Seite können so kompensiert werden, daß die vom Lichte wegführenden Läufe ziemlich geradlinig verlaufen.

8. *Chelifer* reagiert nicht positiv skototaktisch.

9. *Lithobius forficatus*, *Julus sabulosus*, *Cylindroiulus teutonicus* und *Forficula auricularia* laufen in optisch homogener Umgebung bei diffuser Oberbeleuchtung regellose Bahnen, Spiralkurven und Bogen.

Bei *Lithobius* wird die Laufgeschwindigkeit als Ausdrucksform des Erregungszustandes genommen: Mit zunehmender Erregung steigt die Laufgeschwindigkeit.

Bei *Forficula* lassen sich drei Erregungszustände unterscheiden, als deren Kriterium die verschiedenen, bei diffuser Oberbeleuchtung in optisch homogener Umgebung beobachteten Laufspuren gelten: Schwacher Erregung entsprechen regellose Bahnen, starker Erregung Spiralen und höchster Erregung bogenförmige oder annähernd geradlinige Läufe.

10. *Lithobius*, *Julus sab.*, *Cylindroiulus teut.* und *Forficula* reagieren sowohl im intakten als auch im einseitig geblendeten Zustand positiv skototaktisch (Abb. 4, 5, 6, 7 und 8). Für *Forficula* allerdings gilt die Einschränkung, daß im Zustand höchster Erregung eine positive Skototaxis nicht mehr zustande kommt.

11. Im Einlicht-Einschirmversuch reagiert *Lithobius* nicht positiv skototaktisch. Die Tiere fliehen die Lichtquelle, aber sie ignorieren den Schirm. Die negative Phototaxis überdeckt also die positive Skototaxis.

Forficula und die beiden *Julus*-Arten vermögen sich im Einlicht-Einschirmversuch entweder positiv skototaktisch (Abb. 9, *d* und *e*; Abb. 10, *a* und *d*; Abb. 11, *a*) oder negativ phototaktisch (Abb. 9, *a*, *b* und *c*; Abb. 10, *b* und *c*; Abb. 11, *b* und *c*) zu verhalten, und zwar sowohl im intakten wie einseitig geblendeten Zustand. Außerdem können Interferenzen auftreten zwischen negativer Phototaxis, positiver Skototaxis und Blendwirkung, sei es, daß sie zu zweit oder zu dritt miteinander interferieren (Abb. 9, 10 und 11). Gelegentlich konnte während eines Interferenzlaufes entweder die positive Skototaxis (Abb. 9, *i* und *k*; Abb. 10, *h* und *k*) oder die negative Phototaxis (Abb. 10, *e* und *i*) obsiegen.

12. In Graustufenversuchen gilt auch für *Julus sab.* und *Cylindroiulus teut.* die von A. E. Meyer für *Lepisma* aufgestellte Regel, daß eine Fläche um so häufiger besucht wird, je dunkler sie ist. *Julus sab.* und

Cylindroiulus teut. sind imstande, verhältnismäßig geringe Intensitätsunterschiede, wie die zwischen Weiß und Graustufe 2, wahrzunehmen.

13. Für das Zustandekommen einer positiven Skototaxis ist zunächst Voraussetzung die Anwesenheit eines Auges, das imstande ist, hellere oder dunklere diffus beleuchtete Bezirke zu unterscheiden; die eigentliche Entscheidung aber, ob ein photonegatives Tier positiv skototaktisch oder negativ phototaktisch reagiert, fällt »intrazentral«.

F. Literatur.

Alverdes, F.: Tierpsychologische Analyse der intrazentralen Vorgänge, welche bei decapoden Krebsen die lokomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. Z. Zool. **137** (1930). — Die Tierpsychologie in ihren Beziehungen zur Psychologie des Menschen. Leipzig 1932. — **Ameln, P.:** Der Lichtsinn von Nereis diversicolor O. F. Müller. Zool. Jb., Abt. Allgem. **47** (1930). — **Bierens de Haan, J. A.:** Phototaktische Bewegungen von Tieren bei doppelter Reizquelle. Biol. Zbl. **41** (1921). — **Bohn, G.:** Attractions et oscillations des animaux marins sous l'influence de la lumière. Institut général psychologique. Mémoires I. Paris 1905. — **Buddenbrock, W. v.:** Versuch einer Analyse der Lichtreaktionen der Heliciden. Zool. Jb., Abt. Allgem. **37** (1919). — Tropismen. In: Gellhorn, E.: Lehrb. d. allgem. Physiol. Leipzig 1931. — **Demoll, R.:** Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917. — **Dietrich, W:** Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit. Z. Zool. **138** (1930). — **Hesse, R.:** Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Z. Zool. **70** (1901). — Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. — **Janda, V.:** Über die Phototaxis der Larven und Imagines von Anthrenus museorum L. Zool. Anz. **96** (1931). — **Kühn, A.:** Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Phototropismus und Phototaxis der Tiere. In: Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. **12** (1929). — **Meyer, A. E.:** Über Helligkeitsreaktionen von Lepisma saccharina L. Z. Zool. **142** (1932). — **Müller, A.:** Über Lichtreaktionen von Landasseln. Z. vergl. Physiol. III. (1926). — **Müller, H. L. H.:** Die Lichtreaktionen von Julus fallax und Polydesmus complanatus. Zool. Jb., Abt. Allgem. **40** (1924). — **Plate, L.:** Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Bd. **2**: Die Sinnesorgane der Tiere. Jena 1924. — **Scheuring, L.:** Die Augen der Arachnoideen. Zool. Jb., Anatom. Abt. **33** (1913). — **Urban, F.:** Der Lauf der entflügelten Honigbiene (Apis mellifica) zum Licht und der Einfluß von Eingriffen an Receptoren, Zentralnervensystem und Effectoren. Z. Zool. **140** (1931). — **Weyrauch, W. K.:** Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden. (I. Teil.) Zool. Jb., Abt. Allgem. **47** (1930).

Lebenslauf

Am 16. Juni 1905 wurde ich, Karl Klein, zu Wahlschied (Saar) als Sohn des Oberlehrers Ludwig Klein und seiner Ehefrau Marie, geb. Müller, geboren. Ich bin evangelischer Konfession und besitze die preußische Staatsangehörigkeit.

Ich besuchte die Volksschule zu Wahlschied und Gersweiler, sodann das Reformrealgymnasium und die Oberrealschule zu Saarbrücken. Die letzte Anstalt verließ ich Ostern 1925 mit dem Zeugnis der Reife. Nach halbjähriger Tätigkeit als Werkpraktikant studierte ich in Darmstadt vom Herbst 1925 bis Herbst 1926 Maschinenbau. Danach trat ich daselbst zur Abteilung für Mathematik und Naturwissenschaften über, um Biologie, Chemie und Philosophie zu studieren, und zwar vom Herbst 1926 bis Ostern 1927 in Darmstadt, von Ostern 1927 bis Ostern 1928 in Göttingen, von Ostern 1928 bis Ostern 1930 in Heidelberg und von Ostern 1930 bis Ostern 1933 in Marburg. Hier unterzog ich mich am 29. Januar 1932 der Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Das Rigorosum bestand ich am 22. März 1933. Seit 25. April 1933 bin ich an der Oberrealschule zu Saarbrücken als Studienreferendar tätig.

Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Dozenten: In Darmstadt: Finger, Horn, Klemm, Koehler, List, Rau, v. Roessler, Schenk, Schlink, Wiener, Wöhler; in Göttingen: Jander, Kühn, Schellenberg, Voß, v. Wettstein, Windaus; in Heidelberg: Bubnoff, Freudenberg, Glockner, Glück, Herbst, Jost, Spek, v. Ubisch; in Marburg: Alverdes, Clausen, Frank, Jaensch, Löwith, Mahnke, Meerwein, Strecker, Thiel, Weigel.

Ihnen allen bin ich zu größtem Dank verpflichtet.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.